ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 72

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

УДК 581.821 : 581.48 : 582.677.1

Н. И. Габараева

УЛЬТРАСТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ СПОРОДЕРМЫ *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*) В ТЕЧЕНИЕ ТЕТРАДНОГО ПЕРИОДА: ПОСТРОЕНИЕ ПРИМЭКЗИНЫ В СВЯЗИ С ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ОРГАНЕЛЛ

N. I. GABARAYEVA. ULTRASTRUCTURE AND DEVELOPMENT OF SPORODERM IN *MANGLIETIA TENUIPES* (*MAGNOLIACEAE*) DURING TETRAD PERIOD: THE PRIMEXINE FORMATION IN CONNECTION WITH CYTOPLASMIC ORGANELLE ACTIVITY

Исследовано развитие примэкзины *Manglietia tenuipes*. Тетрадный период условно разделен на 3 стадии: начальную, когда закладывается фибриллярный примэкзиновый матрикс, среднюю, когда происходит дифференциация матрикса путем секреции в него из цитоплазмы микроспоры предшественников спорополленина и позднюю, когда идет полимеризация этих предшественников и образуется тектатно-колумеллятная примэкзина. Рассматривается участие в этих процессах органелл микроспор (аппарата Гольджи, цистерн эндоплазматического ретикулума и его агрегатов типа кольчуги). Обсуждаются общие принципы построения примэкзинового матрикса, а также некоторые черты сходства в развитии спородермы примитивных покрытосеменных и ряда голосеменных растений.

Последовательность инициации колумелл, тектума, подстилающего слоя и способ их образования — главные черты развития спородермы, ценные с точки зрения эволюционных изменений и определяемые визуально. Однако есть особенности спородермы, которые используются очень мало или совсем не используются в систематике; например для выяснения внутриродовых связей весьма полезны исследования положения единиц гликокаликса на плазмалемме и в аркадах экзины (Rowley, 1981).

Целью работы было исследовать развитие спородермы *Manglietia tenuipes*, начиная с раннего тетрадного периода до ее зрелого состояния, по возможности выясняя причастность к этому тех или иных органелл. Исследование проведено вслед за аналогичным изучением развития спородермы примитивного покрытосеменного из другого рода сем. *Magnoliaceae* — *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а, б). В настоящей статье приведены данные, ограниченные тетрадным периодом развития микроспор.

Материал и методика

Материал собран и зафиксирован в Батумском ботаническом саду. Фрагменты тычинок из бутонов разного возраста *Manglietia tenuipes* фиксировали 3 %-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 6.9 и 7.3) с добавлением сахарозы при комнатной температуре в течение 6—24 ч с постфиксацией 2 %-ным раствором OsO_4. Зафиксированный материал заливали в эпон; полученные на ультратоме LKB срезы изучали в микроскопе Tesla BS-500. Контрастирование ультратонких срезов проводили уранилацетатом и цитратом свинца, а окрашивание параллельно изготовляемых срезов для светового микроскопа — 1 %-ным раствором толуидинового синего.

Результаты исследования

1. Начальная тетрадная стадия. На этой стадии происходят инициация и построение фибриллярного примэкзинового матрикса на поверхности плазмалеммы. Стадия протекает в несколько этапов.

В только что образовавшихся тетрадах с толстой каллозной оболочкой плазмалемма микроспор ровная, лишь кое-где образующая ворсинковидные ломасомы. Цитоплазма содержит большое число мелких вакуолей с редкими осмиофильными включениями. Пластиды на срезах овальные или круглые, с небольшим числом тилакоидов, темных гранул в них почти нет. Многие пластиды имеют чашевидную конфигурацию. Диктиосомы немногочисленны и малоактивны, состоят из 6—7 почти прямых цистерн; некоторые отчленяют небольшое число мелких пузырьков. Митохондрии с неясными кристами.

Чуть позже появляется просвет между каллозой и плазмалеммой, в котором заметны рибосомоподобные частицы. В цитоплазме довольно много свободных рибосом; наблюдаются мультимембранные сферы и липидные капли. В пластидах увеличивается число темных гранул. Отдельные крупные ломасомы появляются у плазмалеммы (табл. I, *3*). Ядро микроспор округлое, профиль ядерной оболочки ровный, ядрышко крупное.

На следующем этапе над плазмалеммой появляется тонкая, параллельная ей полоска фибриллярного вещества (табл. I, *1*) — начинается заложение примэкзинового матрикса. Фибриллярное вещество, очевидно, выносится к клеточной поверхности в пузырьках Гольджи (табл. I, *1*), которые увеличиваются в размерах по мере приближения к плазмалемме. В цитоплазме, кроме многочисленных трубок агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), наблюдаются агрегаты эндоплазматического ретикулума (ЭР) кольчужного типа (табл. I, *2*). Плазмалемма приобретает извитой профиль и образует ломасомы (табл. I, *4*). В пластидах теперь находится большое число темных гранул.

Постепенно тонкая фибриллярная полоса за плазмалеммой расширяется и превращается в ровный фибриллярный слой (табл. II, *1—2*). Плазмалемма в это время волнистая, с папиллообразными выростами, заполненными фибриллярно-гранулярным веществом; иногда в фибриллярном примэкзиновом матриксе видны фрагменты мембран (табл. II, *1*). Диктиосомы многочисленны и отчленяют пузырьки с фибриллярным содержимым (табл. II, *3*). В цитоплазме наблюдаются трубки АЭР, в том числе у плазмалеммы. Среди свободных рибосом встречаются полисомы; в цитоплазме рассеяны вакуоли (табл. II, *3*), митохондрии с неясными кристами и пластиды с темными гранулами.

На заключительном этапе становления примэкзинового матрикса в нем появляются просветы в фибриллярном веществе (табл. II, *4*), лежащем над волнистой с ломасомами плазмалеммой. Множество пузырьков и мультивезикулярных тел (МВТ) находится в это время под плазмалеммой. Этап этот, по всей видимости, весьма скоротечен.

2. Средняя тетрадная стадия. В ходе этой стадии происходит дифференциация заложившегося примэкзинового матрикса. В толще фибриллярного слоя появляются участки бледно-серого гомогенного вещества, по-видимому, на месте бывших просветов. При этом за плазмалеммой, в ее инвагинациях, постоянно наблюдаются глобулы осмиофильного тонко структурированного вещества (табл. III, *1*, *2*, *4*, *5*). Одновременно в периферической цитоплазме, особенно вблизи плазмалеммы, скапливаются липоидные глобулы, обернутые цистернами ЭР (табл. III, *3*). Одновременно в цитоплазме появляются необычные трубки гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) с пузыревидными терминальными расширениями, при этом как узкая, так и расширенная части трубки покрыты чехлом из рибосом, плотно прилегающих друг к другу и расположенных в 2 ряда; между слоем рибосом и мембраной ГЭР имеется, видимо, электронно-прозрачное вещество. Нецентральные срезы этих образований показаны на табл. IV, *1*; узкая и расширенная части трубок содержат темное вещество. Кроме этих картин, в цитоплазме наблюдаются крупные пузырьки с более или менее темным гомогенным содержимым, окруженные двумя мембранами (табл. IV, *2*, вверху и в центре) и мелкие пузырьки с таким же содержимым (табл. IV, *2*, внизу); оба типа пузырьков имеют футляр

из тесно сближенных рибосом. Наконец, в глубоких частях цитоплазмы мы видим трубки ГЭР уже не с пузыревидными, а с чашевидными терминальными расширениями и в полости такой «чаши» — липоидные глобулы (табл. IV, *3*). Иногда капли в углублении плазмалеммы как бы заперты между участками раздвоенной плазмалеммы — прямым и инвагинировавшим (табл. III, *1*, *2*).

В цитоплазме сохраняется большое число активных диктиосом, отчленяющих пузырьки с фибриллярным содержимым и достраивающих примэкзиновый матрикс путем экзоцитоза (табл. III, *4*). По-прежнему обращает на себя внимание присутствие в цитоплазме агрегатов ЭР кольчужного типа, на периферии которых происходит отпочковывание мембранных пузырьков и трубок с терминальными расширениями, и уже отделившихся трубок с фибриллярным веществом внутри, лежащих рядом и напоминающих по форме крупные диктиосомы (табл. IV, *4*). Широко представлены также трубки АЭР, многие — в контакте с плазмалеммой (табл. III, *3*, *4*); наблюдаются также пучки микротрубочек (МТ). Ядро микроспоры в это время часто подходит к плазмалемме, профиль ядерной оболочки извитый, ядрышко с полостью состоит из фибриллярного компонента.

3. Поздняя тетрадная стадия. На этой стадии происходит формирование колумелл примэкзины на примэкзиновом матриксе. По всей видимости радиально ориентированные просветы в матриксе (табл. II, *4*) после заполнения их липоидным веществом (табл. III) образуют рисунок поверхностей в виде колумелл, на которых осуществляется полимеризация спорополленина (СП) микроспорового происхождения (табл. IV, *5*), в результате чего формируются проколумеллы; одновременно на поверхности матрикса, на границе с каллозой, образуется протектум. Между примэкзиной и плазмалеммой наблюдаются пузырьки с фибриллярным содержимым, судя по виду их мембран, — производные плазмалеммы. Под плазмалеммой и параллельно ей лежат пучки МТ.

Пластиды в это время плейоморфные, со множеством темных гранул; наблюдаются и так называемые умбопластиды, т. е. чашевидные пластиды, по 2—3 вложенные друг в друга. Формированием протектума и проколумелл примэкзины тетрадный период развития микроспор заканчивается.

Обсуждение результатов

Теперь уже хорошо известно, что появлению первичной экзины (примэкзины), обладающей основными чертами строения зрелой экзины, предшествует построение примэкзинового матрикса. Еще раз важно подчеркнуть, что не следует путать понятия «примэкзиновый матрикс» и «примэкзина», соотносящиеся друг с другом как арматура будущей постройки с готовым зданием. Основы этих понятий, заложенные в 60—70-х годах (Heslop-Harrison, 1963a, 1968a; Rowley, 1973; Rowley, Dahl, 1977) и впоследствии развитые на макромолекулярном уровне (Rowley, 1981, 1983), внесли четкость в понимание процессов, идущих на наружной поверхности плазмалеммы микроспоры и подготавливающих появление спородермы.

Исследования примэкзинового матрикса показали, что у большинства покрытосеменных и части голосеменных он сформирован из фибрилл, образующих более или менее равномерный слой (Heslop-Harrison, 1963a; Echlin, Godwin, 1969; Dickinson, 1970; Dickinson, Potter, 1976; Vasil, Aldrich, 1970; Vazart, 1970; Dunbar, 1973a, b; Tahakashi, Sohma, 1980), иногда — в сочетании с радиальными мембранами (Heslop-Harrison, 1968a; Dickinson, 1970). Значительно реже описывается примэкзиновый матрикс, строящийся из дискретных единиц различной конфигурации — тафтов, по J. Rowley (1973), у некоторых родов сем. *Onagraceae*; по Dickinson, Potter (1976), — у *Cosmos bipinnatus*; по Мейер (1977), — у *Ceratozamia mexicana*, *Picea abies* и некоторых других голосеменных; по Shoup с соавторами (1980), — у *Silene alba*; по Габараевой (1986а, б), — у *Michelia fuscata*; иногда эти дискретные единицы представляют собой

пузырьки: везикулярный матрикс наблюдался у голосеменных *Ceratozamia mexicana*, *Picea abies*, примитивного покрытосеменного *Michelia fuscata* и сложноцветного *Cosmos bipinnatus*. У *Manglietia tenuipes* из того же, что и *Michelia fuscata*, сем. *Magnoliaceae* матрикс, как мы видели, классического (для покрытосеменных) фибриллярного типа, строящийся с помощью пузырьков Гольджи, выносящих за плазмалемму путем экзоцитоза фибриллярное вещество. В некоторых работах прослежена детерминация рисунка будущей экзины — контакт с плазмалеммой цистерн ГЭР (Skvarla, Larson, 1966; Dickinson, Potter, 1976, и др.) или скопления под ней рибосом (Dickinson, 1970). Однако у исследованного нами вида не наблюдалось четкой связи между возникающими в конце тетрадного периода проколумеллами и смещением каких-либо органелл к плазмалемме. К концу раннего тетрадного периода в фибриллярном матриксе *Manglietia tenuipes* появляются просветы; о таких просветах иногда сообщается в литературе (Vazart, 1970; Dunbar, 1973a), так что остается неясным, отсутствует ли этот этап в развитии матрикса у других видов или же он не улавливается исследователями вследствие своей быстротечности.

На протяжении почти всего тетрадного периода мы постоянно наблюдали у плазмалеммы различные ее выросты — от крупных ломасом до папиллообразных выростов и их пузыревидных срезов. Такие профили плазмалеммы хорошо объяснимы в свете представлений о вовлеченности ломасом в процесс секреции веществ оболочки (Roland, 1973), подтверждаемых цитохимическими данными о локализации АТФазной активности на плазмалемме и ее ломасомах, связанной с транспортом ионов (Rowley e. a., 1973). Вообще скопления ломасом связывают с высокой метаболической активностью плазмалеммы (Dickinson, 1970, 1976b).

Приблизительный химический состав примэкзинового матрикса известен: он является частью гликокаликса плазмалеммы и состоит из белков, полисахаридов и отчасти липидов (Rowley, Dahl, 1977; Rowley, 1981; Willemse, Reznikova, 1980). Ультраструктурные исследования с применением специальных цитохимических методик показали, что вещество примэкзинового матрикса, часто кажущееся гомогенным, на самом деле состоит из единиц (тафтов), повторяющих контуры спиралевидных молекул гликокаликса и позднее погружающихся в СП зрелой экзины (Rowley, 1981, 1983; Dunbar, Rowley, 1984). Именно специфическое распределение единиц матрикса определяет в конечном счете рисунок экзины, поэтому детерминация распределения единиц гликокаликса может стать более ценной, чем изучение морфологических характеристик оболочки пыльцевых зерен, в настоящее время используемых систематиками и эволюционистами (Rowley, 1981). В самом деле, если сравнить зрелые оболочки *Michelia fuscata* и *Manglietia tenuipes*, то они почти неотличимы, однако при анализе примэкзинового матрикса выясняется, что у первого вида матрикс везикулярный, состоящий из дискретных единиц (Габараева, 1986a), а у второго — фибриллярный, сплошной. Это принципиальное различие на такой ранней стадии развития спородермы может быть очень важным с точки зрения степени родства этих родов и филогенетических корней примитивных покрытосеменных, особенно если вспомнить (см. выше), что везикулярный матрикс был обнаружен у ряда видов голосеменных.

Неясным остается вопрос об участии рибосом в строительстве оболочки; многие авторы отмечают постоянное присутствие рибосом около строящейся спородермы под плазмалеммой; рибосомы могут быть участниками синтеза ферментов, необходимых для полимеризации предшественников СП (Dickinson, 1970, 1976b; Dunbar, 1973b); наблюдаются рибосомы под плазмалеммой и у исследованного нами вида. Еще неопределеннее обстоит дело с рибосомоподобными частицами за плазмалеммой, о которых часто сообщают в онтогенетических исследованиях спородермы; есть они и в матриксе *Michelia fuscata* (Габараева, 1986a) и *Manglietia tenuipes*, а у *Asimina triloba* они, вероятно, играют определяющую роль в формировании матрикса примэкзины (наши неопубликованные данные).

Наиболее интересный, с нашей точки зрения, этап, уловленный в развитии примэкзины *Manglietia tenuipes*, — появление осмиофильных капель за плазмалеммой после формирования просветов в матриксе. Дело в том, что выделение липоидного вещества в примэкзиновый матрикс микроспор в капельном виде

описано только для двух видов — *Cosmos bipinnatus* (Dickinson, 1976a; Dickinson, Potter, 1976) и *Eleocharis palustris* (Dunbar, 1973a). Это вещество и является, по всей вероятности, видимым предшественником СП (Dickinson, 1976b), тогда как именно эти предшественники до сих пор были, так сказать, веществами-невидимками и об их природе высказывались лишь различные предположения. Неизвестен даже приблизительный состав предшественников СП: вещества ли это липидного характера или белкового, хотя большинство склоняются в пользу первого предположения; при этом в экспериментальной работе по синтезу СП in vitro показано, что он образуется в результате полимеризации каротиноидов и каротиноидных эфиров (Brooks, Shaw, 1968). Одна из причин неясности состава предшественников СП заключается в том, что это вещество в цитоплазме клетки выглядит совершенно иначе, чем в выделенном за плазмалемму состоянии, т. е. оно меняется при секреции или после нее. Именно это свойство наблюдали мы при выделении липоидных глобул периферической цитоплазмы за плазмалемму: механизм их выделения мы объясняем следующим образом (рис. 1). Гомогенные глобулы, обернутые цистернами ЭР, подходят к плазмалемме (рис. 1, а и табл. III, *3*), образуется контакт плазмалеммы и мембраны ретикулярной оболочки глобулы (рис. 1, *б*). Затем внутренняя мембрана ретикулярной обкладки разрушается (рис. 1, *в*), а ее наружная мембрана трансформируется и приобретает такое же строение, как плазмалемма; в результате мы видим липоидные глобулы, заключенные между участками раздвоенной плазмалеммы (рис. 1, *г* и табл. III, *1*, *2*). В дальнейшем прежний (прямой) участок плазмалеммы постепенно разрушается (рис. 1, *д*) и липоидная глобула оказывается за плазмалеммой, в ее инвагинации (рис. 1, *е* и табл. III, *4*, *5*), причем, выделившись за плазмалемму, гомогенное вещество глобулы приобретает тонкоструктурированную консистенцию. Такое объяснение выделения вещества в капельном виде не является канонизированным, но многократно наблюдающиеся в нашем материале картины заключенных между участками раздвоенной плазмалеммы липоидных глобул заставляют нас так трактовать это явление, тем более что в последнее время накапливается все больше данных о необычайной лабильности мембран и изменении их строения в зависимости от тех или иных морфофункциональных процессов. Так, сообщалось об анастомозировании плазмалеммы с цистернами ЭР в процессе секреции гидролаз (Obata, 1979), а также о перестройке мембран вакуолей с приобретением ими строения, идентичного таковому плазмалеммы, при секреции белка (Васильев, Муравник, 1986).

Очень сходные с наблюдаемыми нами у *Manglietia tenuipes* темные глобулы за плазмалеммой у *Cosmos bipinnatus* чувствительны к ацетону и слегка реагируют на липидные красители; из этого авторы делают предположение, что это нейтральные жиры или каротиноиды (Dickinson, Potter, 1976); ни на белки, ни на углеводы они реакции не дают (Dickinson, 1976b). Авторы отмечают, что в цитоплазме эти глобулы не связаны ни с одной органеллой, и неясно, где они возникают. Нам удалось наблюдать у *Manglietia tenuipes* ассоциацию липоидных глобул с цистернами ЭР, и не только глобул в ретикулярных футлярах, но и в терминальных чашевидных расширениях трубчатого ГЭР, причем внутри трубок находилось такое же осмиофильное вещество (табл. IV, *3*). Присутствие в цитоплазме мембранных круглых и трубчатых профилей с футляром из явно активных рибосом, свидетельствующем о процессе синтеза, мы объясняем следующим образом. Активные трубки ГЭР образуют сначала терминальные пузыревидные расширения, причем и эти расширения, и узкие части трубок густо покрыты комплексами рибосом (рис. 2, *а*; нецентральные срезы этих структур видны на табл. IV, *1*), причем синтезируемое вещество, видимо, постепенно накапливается в полости пузыревидного терминального расширения. Затем происходит инвагинация части этого расширения, в результате чего оно приобретает чашевидную форму (рис. 2, *б*); содержащийся в нем секрет при этом переходит в цитоплазму, в полость этой чаши, вследствие чего на скользящих срезах мы видим двумембранные вместилища с содержимым различной плотности (табл. IV, *2*), а на центральных — цистерну ГЭР с чашевидным расширением на конце и глобулой секрета в полости этого расширения (рис. 2, *в*

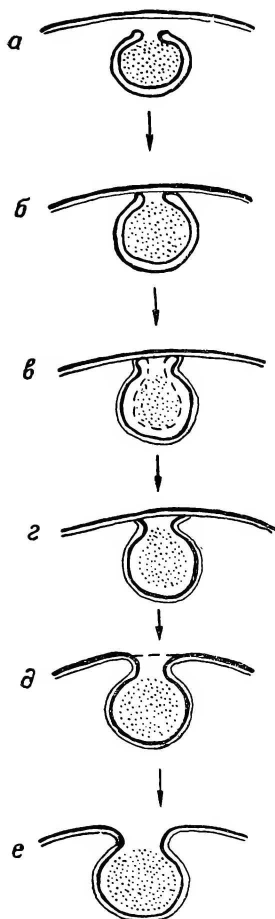


Рис. 1. Предполагаемый механизм выделения липоидных глобул за плазмалемму в тетрадном периоде у микроспор *Manglietia tenuipes*.

а — подход липоидной глобулы, обернутой ретикулярным футляром, к плазмалемме; б — контакт мембраны ретикулярного футляра с плазмалеммой; в — перестройка наружной мембраны ретикулярного футляра по типу плазмалеммы и начало разрушения его внутренней мембраны; г — внутренняя мембрана ретикулярного футляра разрушилась, липоидная глобула оказалась заключенной между участками раздвоенной плазмалеммы: старым (прямым) и новым (куполообразным); д — начало разрушения старого (прямого) участка плазмалеммы; е — после окончания разрушения старого участка плазмалеммы липоидная глобула оказалась выделенной за плазмалемму и лежащей в ее инвагинации.

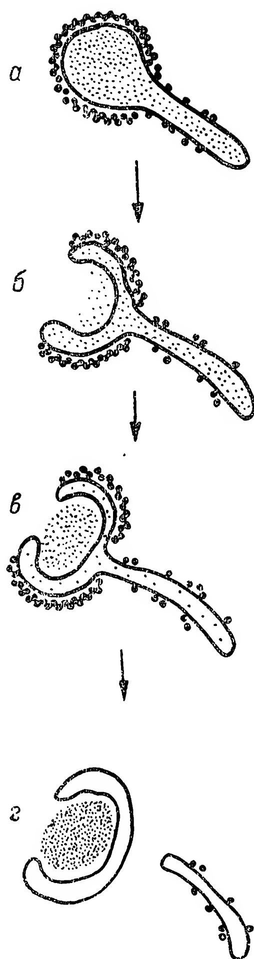


Рис. 2. Предполагаемый механизм секреции липоидных глобул в трубках гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) во время тетрадного периода у микроспор *Manglietia tenuipes*.

а — образование пузыревидных терминальных расширений трубок ГЭР, заполненных секретом; — инвагинация пузыревидных терминальных расширений трубок ГЭР с образованием чашевидной структуры с одновременным выходом секрета в полость «чаши»; в — дальнейший выход секрета в полость чашевидного терминального расширения и формирование из него липоидной глобулы; г — отчленение узкой части трубки ГЭР от чашевидного расширения и исчезновение рибосом поверхности ретикулярной обертки липоидной глобулы.

и табл. IV, *3*). По-видимому, впоследствии глобула секрета вместе с ретикулярной оберткой отделяются от основной узкой части цистерны ГЭР и ее ретикулярный футляр теряет рибосомы (рис. 2, *г* и табл. III, *3*).

Мы предполагаем, что вещество липоидных глобул является липопротеином, хотя это требует доказательства цитохимическими методами. Очень сходные картины (осмиофильные глобулы на концах цистерн ГЭР и такое же вещество в полости цистерн) наблюдались во время мейоза у *Berberis vulgaris* (Gabara, 1974); такое же вещество — за плазмалеммой и под ней на тетрадной стадии. Автор предполагает, что это предшественник СП, имеющий белковую или липидную природу. В мейоцитах *Impatiens balsamina* тоже наблюдались цистерны ГЭР с расширениями в тесном контакте с глобулярными осмиофильными отложениями; такие же капли находились вблизи плазмалеммы и за ней

(Dupuis, 1976); цитохимически показано, что это не углеводы: автор считает, это вещество спорополленитовой природы. Связь ЭР с осмиофильным веществом и липидными вакуолями показана для *Forsythia intermedia* (Dumas, 1973—1974). Интересно, что в молодых проколумеллах у представителей рода *Lilium* также были обнаружены липопротеины (Heslop-Harrison, 1963b). Важно отметить, что, по одному из предположений, темные глобулы за плазмалеммой у *Cosmos bipinnatus* — каротиноиды, вещества, близкие по структуре к терпенам. Для выделения липидных веществ, идущих на построение экзины, из клеток тапетума *Equisetum fluviatile* предполагается эккриновая секреция (Lehmann e. a., 1984). При исследовании механизма обмена и переноса липидных веществ через биологические липопротеиновые структуры выяснено, что липиды могут пересекать плазмалемму путем специфического процесса флип-флоп (Bell, 1978). Однако, как указывалось выше, из полученных нами данных скорее следует другой механизм, связанный с перестройкой участка плазмалеммы и быстрым выделением интактной капли липоидного вещества из клетки.

Мало сомнений в том, что липоидные предшественники СП в течение тетрадного периода синтезируются в цитоплазме микроспор (Heslop-Harrison, 1968a; Dickinson, 1976a, b; Dickinson, Potter, 1976; Willemse, Reznikova, 1980; Audran, 1981; Stone e. a., 1981); некоторые авторы склонны рассматривать осмиофильные сферические тела под плазмалеммой во время формирования примэкзины как каротиноиды (Echlin, Godwin, 1969). Однако, несмотря на несомненность спорального происхождения предшественников СП в тетрадном периоде у большинства растений, до сих пор высказывается ряд предположений о месте синтеза и способе транспорта этих предшественников. Большинство авторов отдают приоритет в этом процессе цистернам ЭР, причем часть исследователей рассматривают ЭР лишь как транслокационную систему (Skvarla, Larson, 1966; Roland, 1973), а другие возлагают на него и синтетическую функцию (Dunbar, 1973a; Gabara, 1974). В связи с полученными данными (табл. III, IV) у нас не возникает сомнений, что осмиофильное глобулярное вещество, использующееся в построении примэкзинового матрикса у *Manglietia tenuipes*, синтезируется в цистернах ГЭР, но есть некоторые сомнения в том, что это липоидное вещество — предшественник СП, возможно, липопротеин.

Однако привлекает внимание и другой компонент микроспор, постоянно присутствующий в ходе тетрадного периода. Это — инфраструктура, агрегат ЭР кольчужного типа (термин введен J. Eyme, 1967). Мы уже отмечали наличие кольчужных агрегатов ЭР в ходе развития спородермы у *Michelia fuscata* (Габараева, 1986а, б), причем у этого вида участие их в развитии примэкзинового матрикса оставляет мало сомнений. У *Manglietia tenuipes* мы не уловили картин тесной ассоциации выростов цистерн агрегата с плазмалеммой, как это было показано для *Michelia fuscata*, однако наблюдали такой кольчужный агрегат в состоянии активности отчленяющим пузырьки и трубки с терминальными расширениями, заполненные серым веществом (табл. IV, *3*). Весьма вероятно, что эти агрегаты являются источниками тех самых цистерн ГЭР, которые потом синтезируют каплевидные липоидные предшественники СП, тем более что этим образованиям приписывают в различных секреторных клетках функцию запаса мембран. Не исключено, что и сами кольчужные агрегаты участвуют в синтезе предшественников. Невольно возникает вопрос, почему же эти образования не выделены при онтогенетических исследованиях спородермы других видов.

Во-первых, такие агрегаты описаны для *Tradescantia bracteata* во время построения интины (Mepham, Lane, 1970). Во-вторых, при тщательном анализе описаний тетрадного периода микроспор различных видов выясняется, что странные агрегаты ЭР варьирующей конфигурации отмечены многими авторами. Например, у *Cosmos bipinnatus* в период построения примэкзинового матрикса в глубине цитоплазмы находятся агрегаты радиально расходящихся трубок ЭР, содержащих темное вещество и отчленяющих пузырьки наподобие диктиосом и трубки ГЭР (Dickinson, Potter, 1976); у *Lilium longiflorum* в цитоплазме в это время находятся удивительные мембранные комплексы: цистерны ГЭР, уложенные в стопки и отчленяющие пузырьки, и маленькие пластинки с рибосомами (Dickinson, 1976b); у *Ceratozamia mexicana* описаны сложные структуры ЭР (напоминающие пауков), которые анастомозируют, с одной сто-

роны, с ядерной оболочкой, а с другой — с липидными каплями (Audran, 1981). Эти наблюдения совместно с нашими увеличивают возможную значимость необычных агрегатов ЭР различной конфигурации в процессе построения примэкзины и требуют к ним внимания при дальнейших исследованиях.

Итак, по всей вероятности, возникающая в конце тетрадного периода тектатно-колумеллятная примэкзина является результатом заполнения просветов примэкзинового матрикса и его поверхности веществами — предшественниками СП — и полимеризации этих веществ. Это означает, что фибриллярный матрикс является той арматурой, вокруг элементов которой строится примэкзина. То же явление наблюдалось у *Michelia fuscata*, только там колумеллятная примэкзина возникала в результате затекания веществ — предшественников между группами везикулярных единиц матрикса. Принцип негативно-позитивного соотношения примэкзинового матрикса с примэкзиной был замечен при исследовании *Cosmos bipinnatus*, у которого протоСП не откладывается там, где лежит фибриллярное вещество матрикса (Dickinson, 1976a); при анализе работ многих авторов выяснилось, что этот принцип верен для онтогенеза спородермы большинства описанных видов (Габараева, 1986а).

Важно отметить последовательность заложения основных элементов экзины. A. Dunbar и J. Rowley (1984) выделяют 3 типа последовательности: 1) сначала значительно развиваются проколумеллы, затем — тектум и нексина — до распада тетрад; 2) в тетрадном периоде формируется только протектум, а большинство колумелл и нексина — после распада тетрад; 3) до распада тетрад образуются протектум и дистальные концы проколумелл. Действительно, у многих видов последовательность заложения элементов в общем совпадает с первым указанным авторами вариантом (*Silene pendula* — Heslop-Harrison, 1963a; *Zea mays* — Skvarla, Larson, 1966; *Lilium longiflorum* — Heslop-Harrison, 1968a; *Helleborus foetidus* — Echlin, Godwin, 1969; *Campanulaceae* — Dunbar, 1973b; *Pyrola japonica* — Tahakashi, Sohma, 1980). Однако и в пределах этого типа есть существенные вариации: у некоторых видов тектум и подстилающий слой образуются вслед за колумеллами одновременно, а у других сначала закладывается тектум, а потом — подстилающий слой. Ряд видов развивается по 2-му и 3-му типам, однако наши данные и анализ литературных данных позволяют нам выделить по крайней мере еще 3 типа: 4) тектум, колумеллы и подстилающий слой формируются последовательно друг за другом, но все — в пределах тетрадного периода (*Podocarpus macrophyllus* — Vasil, Aldrich, 1970); 5) сначала образуется подстилающий слой, затем — колумеллы и тектум (*Tradescantia paludosa* — Horvat, 1966); 6) проколумеллы и протектум закладываются одновременно, а подстилающий слой — позднее (*Silene alba* — Shoup e. a., 1980; *Michelia fuscata* — Габараева, 1986а; *Manglietia tenuipes* — наши данные в этой статье). Если же учитывать еще и момент заложения эндэкзины, количество возможных вариантов последовательности заложения элементов еще увеличится.

В заключение следует подчеркнуть, что привлекают внимание несколько черт развития спородермы примитивных покрытосеменных *Manglietia tenuipes* и изученного нами ранее *Michelia fuscata*, являющихся общими с соответствующими чертами развития некоторых голосеменных и продвинутых покрытосеменных. Такими чертами являются: 1) наличие везикулярного матрикса (*Ceratozamia mexicana*, *Picea abies* и *Michelia fuscata*); 2) визуально наблюдаемые каплевидные липоидные предшественники СП за плазмалеммой (редко обнаруживаемое явление) — у *Cosmos bipinnatus* и *Manglietia tenuipes*; 3) присутствие в тетрадном периоде в цитоплазме микроспор необычных агрегатов ЭР типа кольчуги или пучков радиально расходящихся цистерн (*Ceratozamia mexicana*, *Cosmos bipinnatus*, *Michelia fuscata*, *Manglietia tenuipes*).

Выводы

1. На ранней тетрадной стадии у *M. tenuipes* происходит построение сплошного фибриллярного примэкзинового матрикса, образующегося путем экзоцитоза фибриллярного вещества пузырьками Гольджи. На поздней тетрадной стадии в сплошном фибриллярном матриксе появляются просветы.

2. Примэкзиновый матрикс у *M. tenuipes* и у ранее изученного нами вида того же семейства *Michelia fuscata* разный (фибриллярный и везикулярный соответственно).

3. На средней тетрадной стадии наблюдается массовое выделение в примэкзиновый матрикс липоидного вещества в капельной форме — видимо, предшественников СП, возможно — липопротеинов. Синтез липоидных предшественников СП происходит, очевидно, в цистернах ГЭР.

4. В течение тетрадного периода в цитоплазме обнаруживаются кольчужные агрегаты ЭР в состоянии активности, отчленяющие пузырьки и цистерны; вероятна причастность этих образований к синтезу предшественников СП; такие же кольчужные агрегаты участвуют в построении примэкзины у *M. fuscata.*

5. На поздней тетрадной стадии происходят заполнение просветов и поверхности фибриллярного примэкзинового матрикса перераспределяющимся веществом — предшественником СП и полимеризация этих предшественников с образованием проколумелл и протектума примэкзины. Структура дифференцированного матрикса и образующейся примэкзины находится в соотношении негатив—позитив. Проколумеллы и протектум примэкзины образуются в конце тетрадного периода одновременно.

6. Ряд общих черт в строении примэкзинового матрикса и способе его построения у исследованных нами примитивных покрытосеменных и некоторых голо- и покрытосеменных невольно привлекают внимание и свидетельствуют, возможно, в пользу точек зрения о 1) существовании общих предков у голо- и покрытосеменных и о 2) статусе магнолиид как исходном типе для развития покрытосеменных растений.

Автор приносит благодарность А. Е. Васильеву за ценные советы и замечания по рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е., Муравник Л. Е. Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1050—1059. — *Габараева Н. И.* Развитие экзины у *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума. — Бот. журн., 1986а, т. 71, № 3, с. 311—322. — *Габараева Н. И.* Ультраструктурное исследование развития интины *Michelia fuscata* (*Magnoliaceae*) в связи с изменениями цитоплазматических органелл микроспор и тапетума. — Бот. журн., 1986б, т. 71, № 4, с. 416—428. — *Мейер Н. Р.* Сравнительно-морфологические исследования развития и ультраструктуры спородермы голосеменных и примитивных покрытосеменных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1977. 48 с. — *Audran J.* Pollen and tapetum development in *Ceratozamia mexicana* (*Cycadaceae*): sporal origin of the exinic sporopollenin in cycads. — Rev. Palaeobot. Palynol., 1981, vol. 33, N 2—4, p. 315—346. — *Bell F. P.* Lipid exchange and transfer between biological lipid-protein structures. — Progr. Lipid Res., 1978, vol. 17, N 2, p. 207—243. — *Brooks J., Shaw G.* Chemical structure of the exine of pollen walls and a new function for carotenoids in nature. — Nature, 1968, vol. 219, N 5153, p. 532—533. — *Dickinson H. G.* Ultrastructural aspects of primexine formation in the microspore tetrad of *Lilium longiflorum.* — Cytobiologie, 1970, Bd 1, Hf 4, S. 437—449. — *Dickinson H. G.* The deposition of acetolysis-resistant polymers during the formation of pollen. — Pollen et Spores, 1976a, vol. 18, N 3, p. 321—334. — *Dickinson H. G.* Common factors in exine deposition. — In: The evolutionary significance of the exine. London: Acad. Press, 1976b, p. 67—87. — *Dickinson H. G., Potter U.* The development of patterning in the alveolar sexine of *Cosmos bipinnatus.* — New Phytol., 1976, vol. 76, N 3, p. 543—550. — *Dumas C.* Contribution à l'étude cyto-physiologique du stigmate. VII. Les vacuoles lipidiques et les associations réticulum endoplasmique — vacuole chez *Forsythia intermedia.* — Botaniste, 1973—1974, t. 56, N 1—6, p. 59—80. — *Dunbar A.* Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (*Cyperaceae*). 1. Ultrastructure and ontogeny. — Bot. Not., 1973a, vol. 126, N 2, p. 197—254. — *Dunbar A.* Pollen ontogeny in some species of *Campanulaceae.* A study by electron microscopy. — Bot. Not., 1973b, vol. 126, N 3, p. 277—315. — *Dunbar A., Rowley J. R. Betula* pollen development before and after dormancy: exine and intine. — Pollen et Spores, 1984, vol. 26, N 3—4, p. 299—338. — *Dupuis F.* Sur une éventuelle sécrétion de sporopollénine dans les méiocytes d' *Impatiens balsamina* L. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1976, t. 123, N 5—6, p. 243—248. — *Echlin P., Godwin H.* The ultrastructure and ontogeny of pollen in *Helleborus foetidus.* III. The formation of the pollen grain wall. — J. Cell Sci., 1969, vol. 5, N 2, p. 459—477. — *Eymé J.* Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. — Botaniste, 1967, t. 50, N 1—6, p. 169—184. — *Gabara B.* A possible role for the endoplasmic reticulum in exine formation. — Grana, 1974, vol. 14, N 1, p. 16—22. — *Heslop-Harrison J.* An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula.* — Grana Palynol., 1963a, vol. 4, N 1, p. 7—24. — *Heslop-Harrison J.* The pollen wall: structure and development. — S. E. B. Symposium, Cambridge, Soc. Exper. Biol.,

1963b. — *Heslop-Harrison J.* Wall development within one microspore tetrad of *Lilium longiflorum*. — Can. J. Bot., 1968a, vol. 46, N 10, p. 1185—1192. — *Heslop-Harrison J.* Tapetal origin of pollen coat substances in *Lilium*. — New Phytol., 1968b, vol. 67, N 4, p. 779—786. — *Horvat F.* Contribution à la connaissance de l'ultrastructure des parois du pollen de *Tradescantia paludosa* L. — Grana Palynol., 1966, vol. 6, N 3, p. 416—434. — *Lehmann H.*, *Neidart H. V.*, *Schlenkermann G.* Ultrastructural investigations on sporogenesis in *Equisetum fluviatile*. — Protoplasma, 1984, vol. 123, N 1, p. 38—47. — *Mepham R. H.*, *Lane G. R.* Observations on the fine structure of developing microspores of *Tradescantia bracteata*. — Protoplasma, 1970, vol. 70, N 1, p. 1—20. — *Obata T.* Fine structural changes in barley aleurone cells during giberellic acid-induced enzyme secretion. — Ann. Bot., 1979, vol. 44, N 3, p. 333—337. — *Roland J. C.* The relationship between the plasma membrane and plant cell wall. — Int. Rev. Cytol., 1973, vol. 36, p. 45—92. — *Rowley J. R.* Formation of pollen exine bacules and microchannels on a glycocalyx. — Grana, 1973, vol. 13, N 3, p. 129—138. — *Rowley J. R.* Pollen wall characters with emphasis upon applicability. — Nord. J. Bot., 1981, vol. 1, N 3, p. 357—380. — *Rowley J. R.* Plasma membrane surface processes as construction units of the exine of *Epilobium* (*Onagraceae*). — In: Fertilization and embryogenesis in ovulated plants, 1983, VEDA, Bratislava, p. 83—87. — *Rowley J. R.*, *Dahl A. O.* Pollen development in *Artemisia vulgaris* with special reference to glycocalyx material. (1). — Pollen et Spores, 1977, vol. 19, N 2, p. 169—297. — *Rowley J. R.*, *Dahl A. O.*, *Skvarla J. J.* Localization of ATPase activity in pollen grains. — Norw. J. Bot., 1973, vol. 20, N 1, p. 31—50. — *Shoup J. R.*, *Overton J.*, *Ruddat M.* Ultrastructure and development of the sexine in the pollen wall of *Silene alba* (*Caryophyllaceae*). — Bot. Gaz., 1980, vol. 141, N 4, p. 379—388. — *Skvarla J. J.*, *Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays* pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 10, p. 1112—1125. — *Stone D. E.*, *Sellers S. C.*, *Kress W. J.* Ontogenetic and evolutionary implications of a neotenous exine in *Tapeinochilos* (*Zingiberales*, *Costaceae*) pollen. — Amer. J. Bot., 1981, vol. 68, N 1, p. 49—63. — *Takahashi H.*, *Sohma K.* Pollen wall development in *Pyrola japonica* Klenzc. — Sci. Rep. Tohoku Univ., Ser. IV (Biol.), 1980, vol. 38, N 1, p. 57—71. — *Vasil I. K.*, *Aldrich H. C.* A histochemical and ultrastructural study of the ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpus macrophyllus* D. Don. — Protoplasma, 1970, vol. 71, N 1—2, p. 1—37. — *Vazart B.* Morphogenèse du sporoderme et participation des mitochondries à la mise en place de la primexine dans le pollen de *Linum usitatissimum* L. — C. R. Acad. Sci. Paris, 1970, t. 270, sér. D, N 26, p. 3210—3212. — *Willemse M. T. M.*, *Reznikova S. A.* Formation of pollen in the anther of *Lilium*. I. Development of the pollen wall. — Acta Bot. Neerl., 1980, vol. 29, N 2—3, p. 127—140.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 VIII 1986.

SUMMARY

The investigation has discovered that the initiation of probacules and protectum of primexine in *Manglietia tenuipes* begins simultaneously at the end of tetrad period.

The fibrillar primexine matrix appears at the early tetrad stage as the result of Golgi vesicles exocytosis. Thereafter radial gaps appear in the matrix. A massive excretion of lipoid droplets which are evidently the precursors of sporopollenin (SP) is observed at the middle tetrad stage. The association of these droplets with cup-like dilations of RER cisternae containing similar substance in their lumen was shown. In addition, aggregates of ER *en cotte de mailles* configuration which obviously produce vesicles and cisternae with dark substance were found in the cytoplasm of microspores. The fenomena persuade us that the precursors of SP are confined to cisternae of RER; it seems that ER *en cotte de mailles* is also involved in this process too, as it has been already suggested for *Michelia fuscata* (Gabarayeva, 1986a). The filling of the gaps of primexine matrix and the covering of its surface by precursors of SP with their subsequent polymerisation results in the formation of probacules and protectum; primexine matrix and primexine correlate as negative and positive.

There are some common features in the structure of primexine matrix and modes of its construction in primitive angiosperms we investigated and in some gymnosperms.

УДК 581.33 : 576.312 (582.572.42)

Е. К. Остапенко, О. А. Хведынич

ЦИТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ *GALANTHUS NIVALIS (AMARYLLIDACEAE)*

E. K. OSTAPENKO, O. A. KHVEDYNICH. CYTOCHEMICAL STUDY OF *GALANTHUS NIVALIS (AMARYLLIDACEAE)* EMBRYO SACS

Методами цитофотометрии, люминесцентного микроспектрального анализа и светооптическими исследовали 2-, 4-ядерные зародышевые мешки *Galanthus nivalis*. Определено соотношение продолжительности отдельных периодов интерфазы митотического цикла микропилярных ядер — предшественников ядер женких гамет в 2- и 4-ядерных зародышевых мешках. Обнаружено, что соотношение продолжительности отдельных периодов интерфазы в исследуемых зародышевых мешках различно. Отличия заключаются в увеличении числа ядер, находящихся в периоде S и уменьшении доли ядер — в периоде G_2 в 4-ядерных зародышевых мешках по сравнению с 2-ядерными.

Изучено физико-химическое состояние хроматина ядер клеток зрелого зародышевого мешка подснежника. Показано, что ядра всех клеток функционально активны, в них происходит синтез РНК и содержится связанная РНК. В ядре яйцеклетки наиболее низкая интенсивность синтеза РНК и наибольшее количество связанной РНК. Делается предположение о том, что повышенная функциональная активность ядер зародышевого мешка подснежника обусловлена длительным его существованием по сравнению с зародышевыми мешками других исследованных покрытосеменных растений.

В настоящее время накоплен большой фактический материал, посвященный морфологии женских гаметофитов различных покрытосеменных растений. Функциональные особенности же их на разных этапах развития изучены еще недостаточно. В основном для этих целей использовались методы качественной цитохимии. Одним из методов количественной цитохимии определялось содержание ДНК в нижних микропилярных ядрах 4-ядерных зародышевых мешков (ЗМ) табака, лилии, пшеницы, тритикале и подснежника (Банникова и др., 1978; Банникова и др., 1981; Хведынич и др., 1983). Полученные данные позволили установить определенные закономерности в соотношении продолжительности периодов интерфазы митотического цикла этих ядер.

Методом люминесцентного микроспектрального анализа исследовалось физико-химическое состояние хроматина [1] в ядрах клеток зрелых ЗМ табака и тритикале (Хведынич и др., 1981; Хвединич и др., 1981). Было обнаружено, что ядра разноименных клеток ЗМ характеризуются различным состоянием хроматина, а ядра одноименных клеток — сходным. В частности, ядрам яйцеклеток присуще наличие более конденсированного хроматина по сравнению с ядрами центральных клеток, где преобладает диффузный хроматин.

Малочисленность имеющихся сведений не дает возможности сделать определенные обобщения, касающиеся функциональных особенностей ядер ЗМ. В данной работе были исследованы 2- и 4-ядерные ЗМ *Galanthus nivalis* с целью выяснения распределения ядер микропилярного полюса по периодам интерфазы митотического цикла. Нижнее микропилярное ядро 4-ядерного ЗМ является непосредственным предшественником ядра яйцеклетки и верхнего по-

[1] Под физико-химическим состоянием хроматина понимается соотношение в ядре 1- и 2-спиральных молекул ДНК, степень связи нуклеиновых кислот с белками и липидами, количество (в условных единицах) свободной и связанной РНК, что является показателем функциональной активности ядер.

лярного ядра центральной клетки. Микропилярное ядро 2-ядерного ЗМ в свою очередь является предшественником обоих микропилярных ядер 4-ядерного ЗМ. Сравнение соотношения длительности интерфазы исследуемых ядер представляет интерес в плане сходства или различия их у микропилярных ядер на разных стадиях развития ЗМ (подобные данные в литературе отсутствуют), так и в плане сопоставления этих данных с аналогичными результатами, полученными при изучении формирующегося мужского гаметофита. Известно, что при развитии пыльцевых зерен пресинтетический период ядра микроспоры более продолжительный, чем ядра генеративной клетки, которое является непосредственным предшественником ядер мужских гамет (Taylor, McMaster, 1954; Moses, Taylor, 1955).

Исследование физико-химического состояния хроматина ядер зрелого ЗМ *G. nivalis* позволит, помимо получения данных, характеризующих функциональные особенности этих ядер, провести сравнение состояния хроматина и функциональной активности одноименных ядер ЗМ с разной продолжительностью жизни. Известно, что исследованные нами ранее ЗМ табака и тритикале отличаются от ЗМ подснежника более коротким сроком своего существования.

Материал и методика

Завязи *G. nivalis* собирали в окрестностях городов Киева и Ужгорода в течение августа, когда в семяпочках развивались 2- и 4-ядерные ЗМ, а также в марте, когда ЗМ были готовы к оплодотворению. Материал фиксировали в смеси Карнуа и обрабатывали по общеизвестной цитологической методике. Препараты со срезами завязей толщиной 25 мк окрашивали по Фёльгену с предварительным холодным гидролизом в 5 н. HCl в течение 30 мин или флуорохромировали акридиновым оранжевым (АО).

Для исследования применяли методы 1- и 2-волновой цитофотометрии и люминесцентного микроспектрального анализа (Сердюк, Конарев, 1970). Исследовали препараты только с целыми ядрами. Измерение ядер 2-ядерных ЗМ проводили на однолучевом цитоспектрофотометре конструкции Л. С. Агроскина, 4-ядерных — на приборе QUANTANAL AMP 20 в г. Братислава (ЧССР). На этом же приборе фотометрировали 100 ядер яйцеклеток, готовых к оплодотворению, с целью определения содержания ДНК. Полученные данные обрабатывали с помощью обычных приемов вариационной статистики по методике А. И. Шерудило (1966). Результаты определений содержания ДНК представляли графически в виде гистограммы, построенной на основании разбивки полученных данных на 5 классов. Анализ гистограммы проводили с учетом критериев достоверности: распределения параметра $\beta \leqslant 1$ и величины критерия достоверности различия эмпирического и теоретического распределений ($\lambda=0.96$). Среднее квадратичное отклонение ($\sigma=5.1$) и коэффициент вариации (9 %) свидетельствовали о незначительной вариации полученных данных. Форма гистограммы распределения ДНК в ядрах яйцеклеток показала, что она подчинена закону нормального распределения (гистограмма не приводится). Коэффициент асимметрии гистограммы, равный +5.2 %, указывал на отсутствие в ядрах яйцеклеток синтеза ДНК. Среднее содержание ДНК в исследуемых ядрах составляло 34 ± 1 условных единиц, что соответствует 1 с ДНК, оно использовалось в качестве эталона плоидности для 2- и 4-ядерных ЗМ подснежника

Для определения соотношения длительности периодов интерфазы митотического цикла микропилярных ядер фотометрировали по 300 ядер 2- и 4-ядерных ЗМ. Полученные данные анализировали с учетом гаплоидного значения ДНК, его дисперсии и ошибки единичного измерения. Исходя из числа измеренных ядер и содержания ДНК данные фотометрических измерений были разделены на 10 классов, при этом среднее содержание ДНК ядер второго класса соответствовало гаплоидному значению ДНК, а предпоследнего класса — диплоидному значению ДНК. Промежуточные классы отражали динамику синтеза ДНК развивающихся ядер ЗМ.

На основании распределения полученных данных по классам были вычислены в относительных долях длительности интерфазы ее периоды. Длитель-

ность периодов интерфазы соответствовала степени встречаемости ядер с определенным количеством ДНК в пределах 1 с—2 с. Результаты измерений представлены в виде кривых распределения ядер по периодам интерфазы, а также гистограммы распределения ядер по относительному содержанию ДНК. Достоверность различия между относительными длительностями отдельных фаз митотического цикла ядер ценоцитных ЗМ проверяли с помощью метода вариационной статистики ($td_{G_1}=10 \geqslant 2.6$; $td_S=22$; $td_{G_2}=6 \geqslant 2.7$; Плохинский, 1970).

Для исследования физико-химического состояния хроматина препараты зрелых ЗМ подснежника флуорохромировали в растворе АО (1 : 5000) при pH 4.2. АО в зависимости от состояния нуклеиновых кислот в хроматине адсорбируется, а следовательно, флуоресцирует по-разному. Комплексы АО с 2-спиральными молекулами ДНК, локализованными в конденсированном хроматине, флуоресцируют зеленым светом с максимумом в области 530 нм. АО с односпиральными участками ДНК, являющимися компонентом диффузного хроматина, — в красной области спектра с максимумом 600—640 нм. В этой же области спектра флуоресцирует комплекс РНК—АО.

Прочносвязанные в структурах хроматина нуклеиновые кислоты недоступны флуорохрому и обнаруживаются только после освобождения их от липопротеидных комплексов. В связи с этим препараты подвергали цитохимическим обработкам липидорастворителями, уксусным ангидридом и РНКазой. Свечение ядер в красной области спектра после удаления РНК обусловливалось наличием в хроматине синтетически активной односпиральной ДНК.

Спектры флуоресценции хроматина и ядрышка снимали на люминесцентном микроскопе МЛ-2 со спектральной насадкой СПО-1. Негативное изображение спектра фотометрировали на микрофотометре МФ-4 в логарифмической шкале. Графическое изображение спектра одного типа ядер строили на основании среднего арифметического показаний фотометра для каждой длины волны от 8—10 спектрограмм. По высоте кривых, иллюстрирующих спектры флуоресценции при 530 нм, можно судить об относительном содержании 2-спиральной ДНК, при 600—640 нм — о содержании односпиральной ДНК и РНК. Функциональную активность ядер определяли вычислением параметра α, представляющего собой отношение 1-спиральных молекул к 2-спиральным в тех случаях, когда клетки не делятся и в них нет синтеза ДНК (Rigler, 1966).

Результаты и обсуждение

ЗМ подснежника развивается по Polygonum-типу. 2- и 4-ядерные ЗМ овальной формы (рис. 1, *а*, *б*). Крупные ядра располагаются на полюсах, где сосредоточена основная масса цитоплазмы, центральная часть занята вакуолью. Ядра интенсивно красятся по Фёльгену, структура их сходная: тонкие переплетающиеся нити эухроматина с небольшим количеством гранул конденсированного хроматина. Ядрышки крупные с небольшим количеством мелких вакуолей.

Зрелый ЗМ (рис. 1, *в*) 7-клеточный, биполярный. Синергиды обычно крупнее яйцеклетки, с хорошо выраженными зубовидными выростами и нитчатым аппаратом. Апикальные концы всех клеток яйцевого аппарата расположены на одном уровне. Ядра этих клеток смещены к апикальным концам, базальная часть клеток занята вакуолями. Ядро яйцеклетки по объему меньше ядер синергид, ядрышко в нем тоже мельче, хроматин более компактный и несколько интенсивнее окрашивается по Фёльгену.

Центральная клетка сильно вакуолизирована, очень крупное ядро с большим ядрышком находится около антипод. Почти весь объем ядрышка заполнен мелкими вакуолями. Хроматин представлен в основном эухроматиновыми нитями, которые по Фёльгену окрашиваются очень слабо.

Антипод 3, их ядра с довольно крупными ядрышками занимают в клетке центральное положение. Хроматин в виде тонких нитей интенсивно окрашивается по Фёльгену.

Анализ кривых распределения микропилярных ядер 2-ядерных ЗМ и нижних микропилярных ядер 4-ядерных ЗМ по периодам интерфазы (рис. 2, *а*, *б*) показал, что основная масса ядер содержала промежуточное от 1 с до 2 с

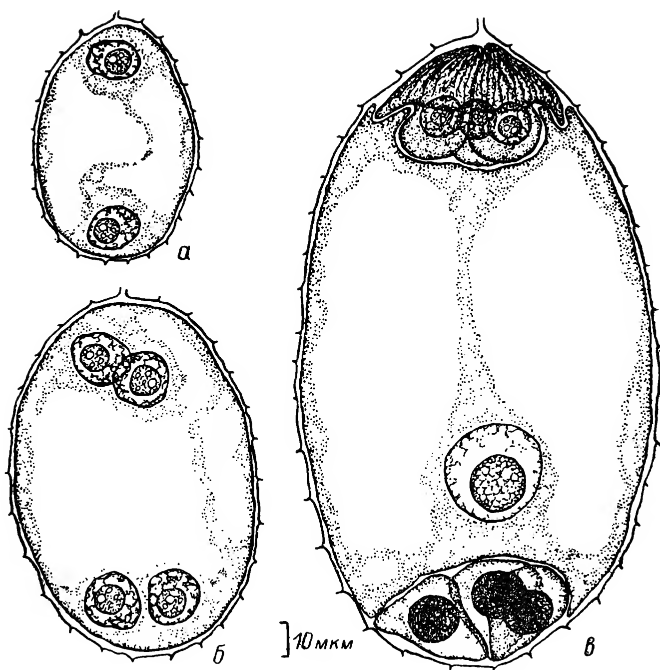


Рис. 1. Развитие зародышевого мешка *Galanthus nivalis*.
а — 2-ядерный, *б* — 4-ядерный, *в* — зрелый.

количество ДНК, т. е. находилась в периоде синтеза ДНК. Этот период в относительных долях длительности всей интерфазы составил 52 % в 2-ядерных и 61 % в 4-ядерных ЗМ. Наименьшее число ядер в ЗМ обоих типов содержало количество ДНК, равное 2 с: 17 и 11 % в 2- и 4-ядерных ЗМ соответственно. Число ядер с массой ДНК, равной 1 с, составляло 31 % для 2-ядерных и 28 % для 4-ядерных ЗМ. Поскольку общепринято считать, что продолжительность периодов интерфазы коррелирует с количеством ядер с соответствующей массой ДНК, то на основании полученных нами данных можно заключить, что наиболее длительный период интерфазы в 2- и 4-ядерных ЗМ подснежника является период синтеза ДНК, наиболее короткий — постсинтетический период. В 4-ядерных ЗМ по сравнению с 2-ядерными период синтеза более продолжительный, а постсинтетический — более короткий.

Форма гистограмм распределения исследуемых ядер развивающихся ЗМ (рис. 3, *а*, *б*), отражающая характер прохождения ядер по интерфазе, подтверждает сказанное. Гистограммы имеют левостороннюю асимметрию, что свидетельствует о более медленном прохождении ядрами пресинтетического и синтетического периодов и более быстром прохождении постсинтетического периода.

Соотношение ядер по периодам интерфазы митотического цикла развивающихся ЗМ подснежника оказалось аналогично таковому в зародышевых мешках других растений (Банникова и др., 1978; Банникова и др., 1985; Хведынич и др., 1983). Эти данные позволяют сделать вывод о том, что именно такое распределение ядер по интерфазе митотического цикла характерно для ЗМ покрытосеменных растений. В ходе развития ЗМ от 2-ядерных к 4-ядерным

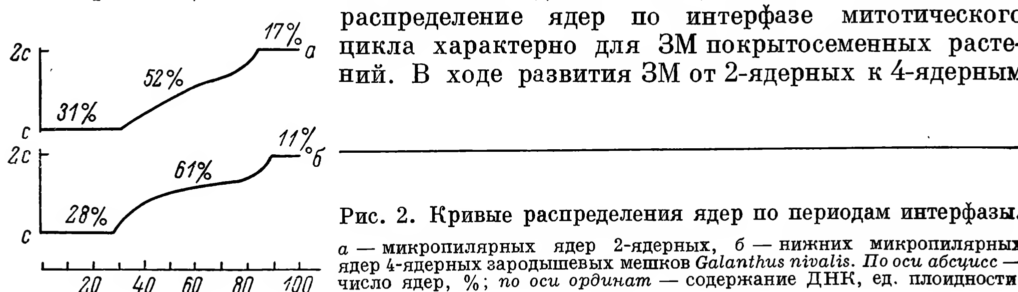


Рис. 2. Кривые распределения ядер по периодам интерфазы.
а — микропилярных ядер 2-ядерных, *б* — нижних микропилярных ядер 4-ядерных зародышевых мешков *Galanthus nivalis*. *По оси абсцисс* — число ядер, %; *по оси ординат* — содержание ДНК, ед. плоидности.

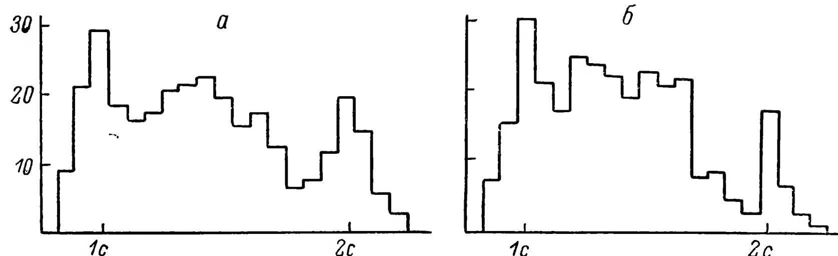


Рис. 3. Гистограммы распределения по относительному содержанию ДНК.

а — микропилярных ядер 2-ядерных, *б* — нижних микропилярных ядер 4-ядерных зародышевых мешков *Galanthus nivalis*. *По оси абсцисс* — содержание ДНК, ед. плоидности, *по оси ординат* — число ядер, %.

наблюдается некоторое изменение соотношения ядер в сторону увеличения доли ядер, находящихся в синтетическом периоде, и уменьшения — в постсинтетическом.

Сопоставляя длительность отдельных периодов интерфазы с продолжительностью всей интерфазы митотического цикла развивающихся ЗМ и пыльцевых зерен (Банникова и др., 1985), следует отметить некоторое своеобразие прохождения интерфазы митотического цикла ядрами ЗМ. Отличия заключаются в распределении ядер, содержащих 1 с и 2 с ДНК. Доля ядер, содержащих 1 с ДНК, в митотическом цикле предшественников мужских гамет меньше, чем у предшественников женских гамет. В ходе развития мужского гаметофита происходит укорочение пресинтетического периода (Taylor, McMaster, 1954; Moses, Taylor, 1955), т. е. начало периода синтеза сдвигается ближе к началу интерфазы, тогда как при формировании женского гаметофита длительность пресинтетического периода относительно продолжительности всей интерфазы митотического цикла остается без изменений.

Исследование физико-химического состояния хроматина в ядрах клеток зрелого ЗМ подснежника показало, что прочно связанной с белками и липидами ДНК в ядрах синергид, яйцеклетки и центральной клетки очень мало: увеличение интенсивности свечения препаратов в зеленой области спектра после обработки их уксусным ангидридом и РНКазой (рис. 4, *I—III*, *б*, *е*) и липидорастворителями и РНКазой (рис. 4, *I—III*, *б*, *г*) незначительное, что свидетельствует о слабой конденсации хроматина в этих ядрах. В ядрах антипод хроматин диффузный: прочно связанной с белками ДНК в них совсем не выявляется (рис. 4, *IV*, *б*, *е*).

Несмотря на сходство состояния хроматина, функциональная активность ядер различна. Наиболее активно ядро центральной клетки, в нем выявляется большое количество свободной РНК, удаляемой РНКазой: интенсивность свечения ядра в красной области спектра после обработки препаратов РНКазой резко уменьшается (рис. 4, *III*, *а*, *б*). В ядрах антипод свободной РНК меньше, чем в ядре центральной клетки: интенсивность свечения этих ядер в области 640 нм после обработки их РНКазой падает меньше (рис. 4, *IV*, *а*, *б*). Наименьшее количество свободной РНК содержится в ядрах синергид и яйцеклетки (рис. 4, *I*, *II*, *а*, *б*). Значение параметра α, который определяется содержанием РНК на единицу ДНК, подтверждает сказанное. Для ядра центральной клетки, характеризующегося наибольшей активностью синтетических процессов, в частности синтеза РНК, значение параметра α наиболее высокое: $\alpha=2.6$, для ядер антипод $\alpha=2$, для ядер синергид и яйцеклетки величина этого параметра наиболее низкая: $\alpha=1.5$.

Ядра клеток ЗМ различаются также по количеству связанной РНК. Наибольшее ее количество обнаруживается в яйцеклетке и синергидах, наименьшее — в центральной клетке и антиподах. При этом в ядрах яйцеклетки и синергид РНК связана как с белками, так и с липидами: увеличивается интенсивность свечения после обработки уксусным ангидридом (рис. 4, *I*, *II*, *а*, *д*) и липидорастворителями (рис. 4, *I*, *II*, *а*, *в*). В ядрах центральной клетки и антипод РНК в основном связана с липидами (рис. 4, *III*, *IV*, *а*, *в*).

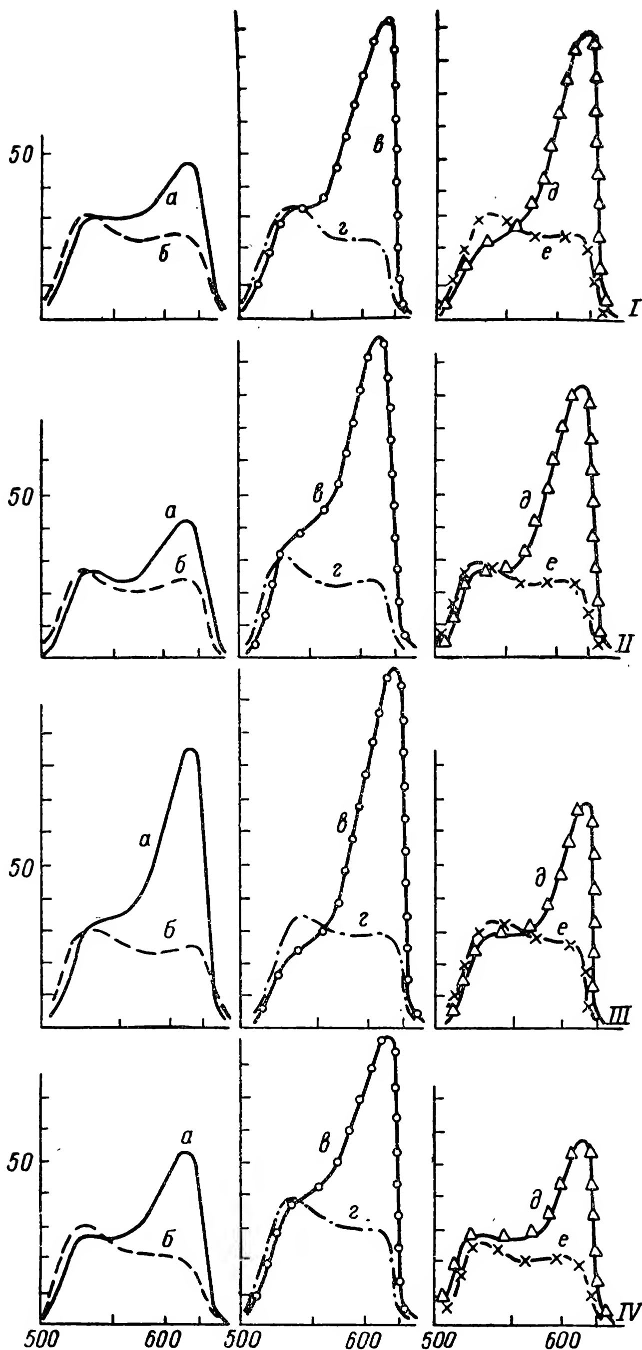


Рис. 4. Спектры флуоресценции ядер: *I* — синергид, *II* — яйцеклеток, *III* — центральных клеток, *IV* — антипод зародышевого мешка *Galanthus nivalis*.

Здесь и на рис. 5: *по оси абсцисс* — длина волны λ нм, *по оси ординат* — интенсивность свечения *I*, от. ед.; *а* — контроль, *б* — после обработки РНКазой, *в* — липидорастворителями, *г* — липидорастворителями и РНКазой, *д* — уксусным ангидридом, *е* — уксусным ангидридом и РНКазой.

В ядрышках ядер всех клеток ЗМ обнаруживается свободная РНК (рис. 5, *I—IV*, *а*, *б*), что свидетельствует об активных синтетических процессах, происходящих в них. Однако активность ядрышек неодинакова: наименее активно ядрышко в центральной клетке: $\alpha=1.7$, в остальных клетках метаболическая активность ядрышек сходна: $\alpha=2.7$. Наибольшее количество связанной РНК выявляется в ядрышках оплодотворяемых клеток, при этом в яйцеклетке РНК в основном связана с белками (рис. 5, *II*, *а*, *д*), тогда как в центральной

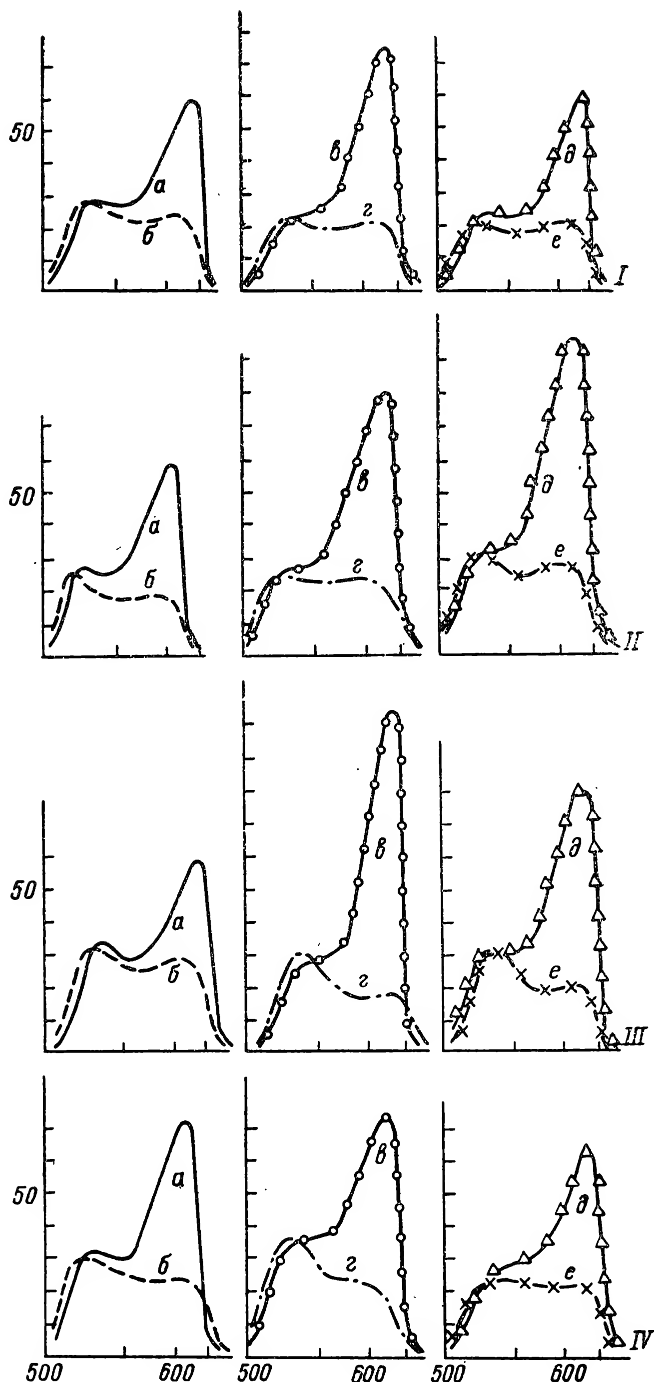


Рис. 5. Спектры флуоресценции ядрышек ядер: *I* — синергид, *II* — яйцеклеток, *III* — центральных клеток, *IV* — антипод зародышевого мешка *Galanthus nivalis*.

клетке — с липидами (рис. 5, *III*, *а*, *в*). В ядрышках синергид связанной РНК очень мало (рис. 5, *I*, *а*, *в*), а в ядрышках антипод она совсем не обнаруживается.

Таким образом, на основании проведенных исследований можно сделать вывод о том, что ядра всех клеток зрелых ЗМ подснежника функционально активны, в них происходит синтез РНК. Для яйцеклеток характерна наиболее низкая интенсивность синтеза РНК по сравнению с другими клетками и наибольшее количество связанной РНК. Подобные данные для яйцеклеток были

получены ранее при изучении ЗМ табака (Хведынич и др., 1981) и тритикале (Хведынич, неопубликованные данные). Пониженная интенсивность синтетических процессов и накопление РНК в зрелых яйцеклетках ЗМ покрытосеменных растений, очевидно, явление закономерное для женских гамет, поскольку оно присуще и женским гаметам животных. Известно, что синтез РНК в неоплодотворенном яйце почти не происходит, а все материнские матричные РНК, присутствующие в нем в момент оплодотворения, являются продуктами деятельности генов в течение оогенеза (Девидсон, 1972).

Ядра остальных клеток ЗМ подснежника по уровню функциональной активности и наличию связанной РНК отличаются от одноименных ядер ЗМ растений, исследуемых нами ранее. В ядрах ЗМ подснежника наблюдаются довольно большое количество связанной РНК и ее синтез, а в ЗМ табака и тритикале функциональная активность ядер значительно ниже. Особенно низка активность ядер центральных клеток, в них мало связанной РНК и очень ограничен ее синтез. Несколько выше активность ядер синергид и антипод, поскольку эти клетки, вероятно, обеспечивают жизнедеятельность оплодотворяемых клеток.

Можно предположить, что повышенная функциональная активность ядер ЗМ подснежника и наличие в них большого количества связанной РНК обусловлены длительным его существованием в отличие от ЗМ исследованных нами других представителей покрытосеменных. Известно, что ЗМ подснежника вполне сформирован еще осенью, а оплодотворение происходит только весной, тогда как время существования ЗМ табака и тритикале от зрелого состояния до оплодотворения исчисляется несколькими сутками.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П., Хведынич О. А., Овсянникова О. В. Исследование митотических циклов гаметогенеза некоторых покрытосеменных. — ДАН СССР, 1978, т. 240, № 4, с. 963—966. — *Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П. и др.* Исследование динамики синтеза ДНК при гаметогенезе у растений. — Журн. общ. биол., 1981, т. 42, № 2, с. 226—233. — *Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П. и др.* Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наук. думка, 1985. 220 с. — *Девидсон Э.* Действие генов в раннем развитии. М.: Мир, 1972. 342 с. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 368 с. — *Сердюк Л. С., Конарев В. Г.* Флуоресцентный анализ структурного состояния ДНК в ядре. — В кн.: Клеточное ядро и его ультраструктура. М.: Наука, 1970, с. 235—238. — *Хведынич О. А., Банникова В. П., Сердюк Л. С.* Функциональная организация хроматина ядер женского гаметофита табака. — В кн.: Нуклеиновые кислоты и хроматин растений. Киев: Наук. думка, 1981, с. 155—158. — *Хвединич О. О., Банникова В. П., Сердюк Л. С.* Цитохімічне дослідження зародкового мішка *Nicotiana tabacum* L. — Укр. бот. журн., 1981, т. 38, № 6, с. 18—21. — *Хведынич О. А., Банникова В. П., Шпилевая С. П., Остапенко Е. К.* Исследование интерфазы митотического цикла при формировании мужских и женских гамет. — В кн.: Клеточный цикл растений. Киев: Наук. думка, 1983, с. 93—106. — *Шерудило А. И.* Математический анализ гистограмм и его применение для изучения динамики структур ДНК в интерфазных ядрах. — Цитология, 1966, т. 8, № 1, с. 120—128. — *Moses M. I., Taylor J. H.* Deoxypentose nucleic acid synthesis during microsporogenesis in *Tradescantia*. — Exp. Cell Res., 1955, vol. 9, N 4, p. 478—488. — *Rigler R. I.* Microfluorometric characterization of nucleoproteins by acridine orange. — Acta physiol. Scand., Stokholm, 1966, vol. 67, supplement, 267. — *Taylor J. H., McMaster R. D.* Autoradiographic defection of incorporation of ^{32}P into chromosomes during meiosis and mitosis. — Exp. Cell Res., 1954, vol. 4, N 1, p. 164—173.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 3 VII 1985.

SUMMARY

The two- and four-nuclear embryo sacs of *Galanthus nivalis* L. have been studied using cytophotometry, light microscopy and luminescent microspectral analysis. The correlation of duration of certain interphase periods of mitotic cycle was different in micropylar nuclei which are the precursors of female gamete nuclei in two- and four-nuclear embryo sacs. The differences were the increase in the number of nuclei in S-period and the decrease in G_2-period in four-nuclear embryo sacs compared with two-nuclear ones.

The physico-chemical conditions of chromatin in nuclei of mature embryo sac have been studied. The nuclei of all cells are functionally active, they synthesize RNA and contain bound RNA. The lowest intensity of RNA synthesis and the highest quantity of bound RNA are in the egg cell. It is proposed that the higher functional activity of nucleus in *Galanthus* embryo sac is determined by its long existence unlike embryo sacs of other angiosperms studied.

УДК 581.9 (477)

И. Ф. Удра

О РЕФУГИУМАХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ УКРАИНЫ В ЧЕТВЕРТИЧНОМ ПЕРИОДЕ

I. F. UDRA. ON THE REFUGES OF THE BROAD-LEAVED FORESTS OF THE UKRAINE OF THE QUATERNARY

Обосновывается возможность автохтонного развития флоры широколиственных лесов в рефугиумах Восточно-Европейской равнины с плиоцена в связи с ее обогащенностью реликтовыми и эндемичными видами, характером ареалов обычных видов этих лесов, видовой дифференциацией и слабой миграционной способностью древесных растений. Показано, что наряду с этим постепенная континентализация климата приводила к элиминации более термофильных элементов этой флоры, иммиграции криофитных и ксерофитных видов растений, постепенному упрощению третичных лесов.

Ботаники еще в конце прошлого века под влиянием работ зоогеографов (Богданов, 1871; Мензбир, 1882) высказывались за возможность сохранения остатков третичных лесов южнее предполагаемой границы оледенения (Литвинов, 1890, 1902; Крылов, 1891, 1902; Краснов, 1894; Коржинский, 1894, 1899; Прейн, 1895; Танфильев, 1903, и др.). Среди геологов в то время существовало предположение об одном древнем оледенении северной части Европы, и такое мнение об истории лесов не вступало в противоречие с ним, по крайней мере по отношению к растительному покрову более южных районов. Впервые с общих позиций данную проблему осветил С. И. Коржинский (1899). Он разделил леса умеренного пояса Евразии по их эволюционированию и соответственно по степени сохранности в них «тургайских» флористических элементов на третичные леса (Китай, Япония, юг советского Дальнего Востока, субтропические районы Кавказа) и на реликтовые леса. К последним он отнес леса, в различной степени обедненные из-за элиминации из их состава части наиболее термофильных третичных видов вследствие ухудшения климата в периоды похолоданий. Это леса макросклонов горных систем Кавказа, Крыма, Южного Урала, Алтая, Средней Азии. Он же считал возможным сохранение некоторых третичных видов в Забайкалье и в Средней России. Предположение об автохтонном развитии флоры в отдельных рефугиумах на Русской равнине было развито в начале XX в. ботанико-географами (Пачоский, 1910, 1914, 1915; Новопокровский, 1920; Алехин, 1922; Лавренко, 1926, 1927а, б, 1930; Вульф, 1934, 1944; Спрыгин, 1936; Попов, 1947, и др.), зоогеографами (Шарлемань, 1925, 1931, и др.) и почвоведами (Набоких, 1915; Махов, 1926; Тюрин, 1939, и др.). Применяя систематико-географический метод исследования ареалов видов растений широколиственных лесов, исследователи выделили на Русской равнине ряд центров «консервации» реликтовой флоры. На Украине такие рефугиумы обоснованы на Подольской и Приднепровской возвышенностях, в южной части Среднерусской возвышенности, на Донецком кряже и на прилегающих к ним повышенных и сильно расчлененных территориях. Флора широколиственных лесов этих рефугиумов обогащена реликтовыми, эндемичными и редкими дизъюнктивными видами, значительная часть которых считается третичными. Леса с такими видами вышеупомянутые исследователи отнесли к дериватным третичным и считали, что их развитие на возвышенностях

равнины происходило автохтонно, без перерыва, хотя и с постепенным их обеднением.

Однако в начале 30-х годов под влиянием геологической гипотезы о многократных оледенениях северной Европы с катастрофическими последствиями для лесной растительности максимального днепровского (рисского) ледника некоторые ботаники изменили свою первоначальную точку зрения на историю лесов Русской равнины. Первым это сделал Ю. Д. Клеопов (1931).[1] В своей работе Клеопов обосновал концепцию о межледниковой рисс-вюрмской реликтовости дизъюнктивно размещенных растений на возвышенностях Украины и соответственно о межледниковых рефугиумах. В дальнейшем эта точка зрения была развита автором (Клеопов, 1933, 1935, 1938а, б, 1941) и рядом его последователей среди ботанико-географов (Lawrenko, 1932; Лавренко, 1938, 1950, и др.; Гринь, 1936, 1957, и др.) и палеопалинологов (Зеров, 1952; Артющенко, 1970, и др.). Интересно отметить, что ботанико-географы, отражая историю растительного покрова на основе систематико-географического метода и без связи с ледниковой гипотезой, приходили к выводу о третичной реликтовости рефугиумов широколиственных лесов с дизъюнктивными видами. Это характерно не только для целого ряда работ Е. М. Лавренко (1926, 1927а, б, 1930), но и для первых работ Клеопова (1928, 1930). Какие же главные аргументы выдвигает Клеопов в пользу отнесения рефугиумов широколиственных лесов к рисс-вюрмскому межледниковью, а явно третичных видов[2] — к реликтам этого же периода? Основным доводом против концепции о существовании третичных или доледниковых лесных рефугиумов на Русской равнине, по Клеопову (1931), было то, что они якобы очень близко находились у «днепровского ледникового языка» и в то же время подвергались влиянию «карпатских фирнов». Однако анализ многочисленной геологической литературы, проведенный нами, показал, что до настоящего времени вопрос о границах и времени максимального оледенения не имеет однозначного решения. В последнее время перед геологами и палеогеографами (Величко, 1980) вновь возникла проблема разновозрастности днепровского и донского «ледниковых языков» и уточнения их границ. Бесспорных фактов существования «днепровского ледникового языка» не имеется. Основной довод — гляциодислокации — отвергается данными геологического бурения этих дислокаций и прилегающих территорий (Голубев, 1966, 1970, и др.). Их происхождение в данном районе вызвано тектоническими процессами, имевшими место, по мнению ряда геологов, до предполагаемого днепровского оледенения. Важным свидетельством тектонических движений в данном районе является наличие краевых и ряда межблоковых разломов, которые выявлены с помощью аэрокосмических снимков (Быстрицкая и др., 1981). Ввиду того, что существование «днепровского ледникового языка» не имеет однозначных подтверждений, нет оснований предполагать его катастрофическое воздействие на природу прилегающей Приднепровской возвышенности, где концентрируются третичные реликтовые растения — *Carex brevicollis* DC., *Cornus mas* L., *Euonymus nana* Bieb., *Ligustrum vulgare* L., *Staphylea pinnata* L. — и ряд дизъюнктивных видов. Воздействие же «карпатских фирнов» на широколиственные леса Подольской возвышенности не могло быть катастрофическим из-за их локальности. К тому же именно под защитой гор, в том числе Карпат, сохранилась наиболее богатая флора. Например, в Карпатах и их предгорьях выжили реликтовые леса из *Pinus cembra* L., *Larix decidua* Mill., *L. polonica* Racib., а также явно третичные виды: *Euonymus nana*, *Juniperus sabina* L., *Rhododendron luteum* Sweet, *Syringa josikaea* Jacq., *Tilia tomentosa* Moench. Присоединяясь к мнению Клеопова, Лавренко (1938 : 266) отмечал: «Таким образом, возможно, что часть элементов широколиственных лесов на юге равнинной европейской части СССР все же окажется доледниковыми реликтами». Заметим, что выживание части элементов флоры широколиственных лесов с доледникового времени невозможно без выживания самих этих лесов в рефугиумах.

---

[1] Обычно при цитировании этой работы ошибочно указывается 1930 г.

[2] К явно третичным видам мы относим растения, обнаруженные в ископаемом виде.

Позже Клеопов (1935, 1941) выдвинул дополнительные причины невозможности сохранения части флоры широколиственных лесов в эпоху рисского оледенения из-за сухости климата и навевания лёсса. Но по имеющимся данным эти факторы по своим последствиям не были катастрофическими для лесной растительности. Деятельность рек на юге региона не прекращалась, а исследования ископаемых почв Приднепровья отражают лишь степные условия (Доппельмайр, 1917). Кроме того, навевание лёсса не было повсеместным явлением (Набоких, 1915; Махов, 1926; Тюрин, 1939) и происходило медленно, в пределах 1 мм в год (Герасимов, 1969; Самойлова, 1981). Необходимо отметить, что в суждениях Клеопова есть противоречие: он считает, что сухость климата и навевание лёсса привели к уничтожению лесов только в период рисского оледенения и не осуществили это в период вюрмского оледенения.

Однако в последнее время палеогеографы выдвигают иные взгляды на степень континентальности разных эпох четвертичного периода и соответственно другие последствия на природу Русской равнины. Согласно им, «рисская эпоха характеризовалась хотя и прохладными, но довольно мягкими и достаточно влажными условиями» (Величко, 1973 : 15), которые содействовали сохранению лесов в рефугиумах внеледниковых территорий. Это подтверждается палеоботаническими данными. Например, требовательное к влажности воздуха древесное растение из рода *Tsuga* дожило в Европе только до вюрма. На Русской равнине такими индикаторами выступают более теплолюбивые виды водных растений из родов *Aldrovanda*, *Brasenia*, *Caldesia*, *Dulichium*, *Myriophyllum*, *Salvinia*, *Trapa*, *Vallisneria* (Доктуровский, 1930; Дорофеев, 1963, 1964; Сукачев, 1973; Величкевич, 1973). На основании палеокарпологических данных П. И. Дорофеев (1963) пришел к выводу, что основная масса видов растений ранее существовавшей доледниковой флоры пережила рисскую эпоху. Эти же данные подтверждают мнение о постепенном преобразовании флоры региона под влиянием похолоданий, начиная с позднего плиоцена, а наиболее ярко ее обеднение проявилось в минделе (Дорофеев, 1963; Величкевич, 1973).

Однако теперь палеогеографы склоняются к мнению о катастрофическом воздействии на природу умеренной полосы северного полушария вюрмского оледенения, точнее криогенных процессов, происходивших в эту эпоху (Величко, 1973; Гричук, 1973, и др.). Аналогичную точку зрения среди ботаников отстаивал Г. Э. Гроссет (1933, 1935, 1962, 1966, 1971). В своих работах он отвергал возможность сохранения в Восточной Европе реликтов широколиственных лесов не только с третичного времени, но и с межледниковий. Гроссет (1971 : 25) писал, что пояс широколиственных лесов исчезал полностью. Фрагменты этих лесов «могли сохраниться только в маленьких рефугиумах на территории Средиземноморья». О слабой обоснованности такого взгляда на эволюцию широколиственных лесов Русской равнины свидетельствуют данные других ботаников (Спрыгин, 1936; Клеопов, 1941; Малеев, 1948; Васильев, 1963; Ильин, 1963, и др.), а также палеопалинологов (Кац, 1952, 1955; Артюшенко, 1970, и др.). Например, М. Г. Попов (1947 : 102), присоединяясь к мнению большинства исследователей о третичном возрасте реликтовых растений на Украине, отмечал недостаточную аргументированность взглядов Клеопова. Что же касается взглядов Гроссета, то он писал так: «Во всяком случае несомненно, вопреки Гроссету, что они (т. е. реликты широколиственных лесов. — *И. У.*) поселились на Украине не ранее постплиоцена».[3]

Достоверность палеогеографических реконструкций, на которых базируются выводы Гроссета, рассмотрена нами ранее (Удра, 1982а, б, 1985а, 1986). Проведя дополнительный анализ, мы пришли к выводу, что пока ни геологические, ни палеогеографические данные не позволяют сделать однозначные выводы о природной обстановке различных эпох четвертичного периода, поэтому без учета биоэкологических закономерностей развития организмов — основных компонентов этой природы — невозможно правильно осветить ее прошлое.

При реконструкции рисской, рисс-вюрмской, вюрмской и голоценовой эпох прежде всего должны учитываться миграционные возможности многолетних семенных растений, особенно древесных эдификаторных пород. Ведь растения

[3] Очевидно, постплейстоцена, так как в работе речь идет о послеледниковом времени.

не могут расселяться беспредельно, каждый вид имеет свою скорость миграции, которую мы определяем по соотношению расстояния вероятного появления потомства от родительских особей к наиболее достоверному возрасту вступления вида в фазу плодоношения в природных условиях их произрастания. Основные виды лесных эдификаторов и ассектаторов, по нашим расчетам (Удра, 1982а, б, 1984, 1985б), способны мигрировать на новые территории со скоростью от 0.5—5 до 10—25 м в год, а породы-пионеры (береза, ольха, ива, сосна) — до 100—150 м в год и более. Такие темпы миграции древесных видов противоречат выводам некоторых исследователей о неоднократных и далеких (с Причерноморья и Средиземноморья до современных северных и восточных границ ареалов неморальных видов) миграциях целых флор за относительно короткие геологические периоды межледниковий, особенно голоцена, и соответственно не позволяют нам присоединиться к мнению о «ледниковых катастрофах», «гиперзональности» и другим неограниченным миграционным построениям. Предположение Гроссета (1971) о миграции лесной флоры за голоцен (8—10 тыс. лет) на тысячекилометровые расстояния (со Средиземноморья до Урала) в свете наших расчетных данных (Удра, 1982а, б, 1985а) является нереальным.

Гроссет же (1958 : 82) полагает, что «вместе с отступлением последнего оледенения от своих конечных морен и, видимо, задолго до интерстадиала Alleröd широколиственные леса вышли из убежищ на юге Кавказа, Балканского и Крымского (?) полуостровов». В послеледниковое же время происходили миграции растений далеко к северу и востоку от этих убежищ (с Балкан до Крыма, Кавказа и даже Урала), и это несмотря на крупные горные оледенения упомянутых горных систем в прошлом, вследствие чего леса якобы опускались до их предгорьев. Вот почему Гроссет относится с сомнением к возможности выживания неморальной растительности в Крыму. Но все же, по его мнению, за счет флоры отмеченных горных рефугиумов и благодаря «энергичным» миграциям видов уже в атлантическое время сформировалась зона широколиственных лесов. Компоненты этих лесов в это время достигли своих северных и даже восточных (Урал, Западная Сибирь) пределов распространения. Эти выводы не согласуются с мнением многих исследователей о медленных темпах расселения растений, об их миграционных возможностях и с ареалогическими данными. Если бы миграции растений происходили так, как себе представлял Гроссет, а именно с Кавказа, Балкан и Крыма, то в этих горных убежищах смогли бы сохраниться до настоящего времени все основные представители широколиственных лесов. В действительности это не наблюдается. В Средиземноморье, на Балканах, в Карпатах (за исключением юго-восточных предгорьев) и в Крыму (единичное местонахождение является заносным — Вакаренко, Дідух, 1986) отсутствует третичный лесной реликт *Euonymus nana*, хорошо представленный во флоре широколиственных лесов Подольской и Приднепровской возвышенностей. В Крыму нет даже таких обычных видов неморальных лесов равнины, как *Acer platanoides* L., тяготеющего к западу *A. pseudoplatanus* L. и к востоку *A. tataricum* L. Сомнительно произрастание в Крыму основного эдификатора неморальных лесов *Quercus robur* L. (единично встречается нетипичная форма). Отсутствуют там такие кустарники, как *Daphne mezereum* L., *Lonicera xylosteum* L., *Staphylea pinnata*, *Swida sanguinea* (L.) Opiz, виды рода *Rhododendron* и др. Не произрастают в Крыму многие представители травяного покрова неморальных лесов. Наиболее показательно отсутствие там реликтовых видов: *Allium ursinum* L., *Helleborus niger* L., *Carex brevicollis*, *Coronilla elegans* Panč., *Scopolia carniolica* Jacq., видов рода *Lilium* и обычных, нередко доминирующих в этих лесах видов: *Anemone nemorosa* L., *Asarum europeum* L., *Carex pilosa* Scop., *C. brizoides* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. solida* (L.) Clairv., *Galanthus nivalis* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Hepatica nobilis* Mill., *Isopyrum thalictroides* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *L. vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea* L. и ряда других. Эти данные противоречат выводам Гроссета о характере и времени миграций растений широколиственных лесов, а также о послеледниковом миграционном формировании этих лесов на Восточно-Европейской равнине. Они же свидетельствуют о длительной изоляции Крыма и о затруднительном процессе обмена между европейскими, крымскими и кав-

казскими флорами. Последнее соединение Крыма с Балканами было в позднем плиоцене («Атлас. . .», 1967). Последующее кратковременное соединение его перешейком с Причерноморьем в плейстоцене не способствовало широкому обмену лесной флоры. Например, лесной вид *Paeonia daurica* Andr. не вышел за пределы Крыма, а степной вид *P. tenuifolia* L. широко распространился не только в степной зоне, но и на Кавказе. От Кавказа Крым всегда был отделен проливом, что ослабляло их флористические связи. По мнению П. И. Мищенко (1911), отсутствие видов рода *Lilium*[4] в Крыму подтверждает это. По нашему мнению, об этом же свидетельствует отсутствие в Крыму видов родов *Astrantia*, *Helleborus* и др.

Флористическая связь лесов Кавказа и Русской равнины осуществлялась в более древние периоды (плиоцен), о чем свидетельствует видовая и формовая дифференциация древних и консервативных растений из родов *Asarum*, *Convallaria*, *Lilium*, *Scopolia* и других. На Кавказе произрастает *Carpinus caucasica* Grossh., близкий равнинному *C. betulus* L. Кроме того, на Кавказе и в Крыму отсутствуют весьма характерные представители неморальных лесов: *Carex pilosa*, *Corydalis cava*, *C. solida*, *Lilium bulbiferum* L., *L. martagon* L., *Loranthus europaeus* L. Об ошибочности мнения о широких миграциях растений в голоценовое время с гор на равнину и обратно свидетельствуют факты произрастания в горах до 2000—2300 м над ур. м. экологически выносливых видов, таких как *Acer stevenii* Pojark., *Euonymus latifolia* Mill., *E. lejophloea* Stev. (на Кавказе) и других видов, которых нет на Украине, а также отсутствия в горах многих бореальных видов растений.

Древнее и автохтонное развитие флоры возвышенностей Русской равнины вместе с постоянным миграционным обменом между разными флорами и регионами подтверждает эндемизм ее многих представителей (Васильев, 1963; Ильин, 1963; Клоков, 1963; Дубовик, 1965; Заверуха, 1965, 1985, и др.). Конечно же, при анализе необходимо различать эндемизм древесных и травянистых растений, а также эндемизм в родах *Hieracium* или *Thymus* или же в роде *Lilium*. Для исторических интерпретаций развития растительности того или иного региона имеет большее значение эндемизм более консервативных при видообразовании или реликтовых растений. Так, Мищенко (1911) считал, что род *Lilium* обладает крайней длительностью процессов видообразования. В Северной Америке, давно отделенной от предполагаемого центра возникновения и развития этого рода в Восточной Азии, род *Lilium* не дифференцировался на новые виды.

На Восточно-Европейской равнине обычные виды широколиственных лесов имеют большое формовое разнообразие, много разновидностей. Это показано систематиками на примере обычных древесных пород из родов *Carpinus* (Радде-Фоміна, 1929), *Acer* (Пояркова, 1933), *Swida* (Гроссет, 1958), *Euonymus* (Леонова, 1974), *Fraxinus* (Николаев, 1981) и др. О. Г. Радде-Фоміна (1934) на примере *Acer campestre* L. показала его подвидовые различия ареального характера: subsp. *marsicum* (Guss.) Radde-Fom. приурочен к лесам Средиземноморья, а subsp. *austriacum* (Tratt.) Radde-Fom. — к северной части ареала, причем в Крыму формовое разнообразие этого вида близко балканской расе, на Кавказе ближе к иранским формам, а восточно-европейские — к западно-европейским, что свидетельствует о неодинаковых путях миграций из разных вторичных центров. Это мнение подтверждается характером предельных границ большинства растений Украины, который отражает различные миграционные потоки расселения растений и в разное время.

Необходимо отметить, что даже *Quercus robur* имеет две различающиеся формы: позднераспускающуюся, приуроченную к нижним частям склонов балок, и раннераспускающуюся, распространенную на водоразделах и плато на светло-серых лесных почвах. В поймах крупных рек также выделяется экологическая форма, близкая ранней, а на супесчаных почвах (субори) растет промежуточная форма между ранней и поздней. Однако же для распростране-

---

[4] Приводимый в Крыму *Lilium monadelphum* Bieb. считается заносным видом (см. «Флора европейской части СССР», 1979).

ния этих форм дуба ввиду их избирательности к условиям произрастания, длительности периода смены поколений и замедленности темпов расселения требуется достаточно долгое время, явно не соответствующее продолжительности голоцена. Необходимо учитывать, как отмечает Э. Майр (1968 : 418), что «генетические различия между популяциями создаются не в результате независимых изменений частот генов в различных локусах, а путем гармоничной перестройки всего генотипа». Это происходит медленно, в основном путем географического видообразования с последующим расселением и закреплением (эцезисом) вновь образуемых разновидностей. У древесных растений даже мутационные перестройки проходят медленно и вновь возникшая мутационная особь подвергается испытанию на выживание в течение длительного онтогенеза с последующей сменой поколений. Для закрепления мутаций у древесных растений требуются уже сотни и тысячи лет (Майр, 1968, 1974). Вывод о недавних миграциях лесных растений от Средиземноморья вплоть до Урала противоречит данным о популяционном строении обычных видов (Семериков, Казанцев, 1979; Мамаев, Семериков, 1981; Махнев, 1982, и др.), которые в зависимости от легкости расселения образуют более или менее ограниченные популяции (участки от нескольких квадратных метров до отдельных урочищ и районов). Между тем А. Л. Тахтаджян (1957) отметил, что элементарной и основной миграционной единицей является популяция. Эти закономерности не согласуются с концепцией панспермии, против которой выступал еще Д. И. Литвинов (1902). Кроме того, неограниченные миграции являются тормозом эволюции, так как вследствие этого образуются гигантские популяции с незначительным числом отклонений, а резкие и продолжительные изоляции ведут к вырождению видов (Дубинин, Глембоцкий, 1967).

Для определения времени реликтовости дизъюнктивных остатков широколиственных лесов в умеренной полосе Евразии необходимо также учитывать размах этих дизъюнкций. В таком случае можно отнести к третичным реликтам не только палеоботанически подтвержденные виды, но и многие обычные компоненты этих лесов, сохранившиеся на Дальнем Востоке, в Забайкалье, предгорьях Саян и Алтая (Крылов, 1891, 1902; Прейн, 1895; Мартьянов, 1923; Ильин, 1934), на Барабинской равнине (Молотилов, 1912), на Кокчетавской возвышенности (Литвинов, 1905), на Южном Урале (Горчаковский, 1968) и на многих возвышенностях Восточно-Европейской равнины.

Исходя из ранее рассмотренных миграционных способностей растений (Удра, 1982а, б, 1985б), невероятно представить себе их миграцию за предполагаемое палеогеографами геологическое время на столь далекие расстояния. Нереально также утверждать, что они выжили в далеких южных рефугиумах и после мигрировали протяженными и трудными путями к северу, а в первоначальных убежищах полностью вымерли.

Древние остатки примитивных или же специализированных представителей животного мира, сохранившиеся на возвышенностях Русской равнины с третичного периода (Полищук, 1978), также являются вескими доказательствами против ледниковых или мерзлотных катастроф, свидетельствуя о воздействии на ландшафты региона морских трансгрессий. Оледенение и «гиперзональность» вюрма не согласуются с данными антропологов о более умеренной климатической обстановке, способствовавшей расселению человека к северу в эту же эпоху («Природа и древний человек», 1981; Иванова, 1985).

Учитывая вышеизложенное, считаем, что точка зрения о постепенном развитии широколиственных лесов во многих рефугиумах Восточно-Европейской равнины подтверждается флористическим и ареалогическим анализами, биогеографическими данными и фактами смежных наук о природе. Наряду с этим процессом похолодание или же иссушение климата приводило к элиминации более термофильных и мезофитных элементов этой флоры, иммиграции криофитных и ксерофитных видов, постепенному упрощению третичных лесов, развивающихся во многих ранее обоснованных рефугиумах автохтонно.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. Третичная и послетретичная флора южной России. — Журн. Моск. отд. Рус. бот. об-ва, 1922, № 1, с. 58—64. — *Артюшенко А. Т.* Растительность лесостепи и степи в четвертичном периоде (по данным спорово-пыльцевого анализа). Киев: Наук. думка, 1970. 174 с. — *Атлас* литолого-палеогеографических карт СССР, т. 4. М.: Недра, 1967. 203 с. — *Богданов М. Н.* Птицы и звери черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги (био-географические материалы): Тр. об-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1871, т. 1, ч. 1. 226 с. — *Быстрицкая С. С., Земсков Г. А., Семенюк Н. П.* Применение материалов аэрокосмических съемок для изучения структуры и металлогении Украинского щита. Препринт / АН УССР, Ин-т геофизики минералов. Киев, 1981. 40 с. — *Вакаренко Л. П., Дідух Я. П.* Новий для флори Криму вид — *Thalictrum lucidum* L. — Укр. бот. журн., 1986, т. 43, № 2, с. 70—71. — *Васильев В. Н.* Реликты и эндемы северо-запада Европы. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 238—284. — *Величкевич Ф. Ю.* Антропогеновые флоры Белоруссии и смежных областей. Минск: Наука и техника, 1973. 232 с. — *Величко А. А.* Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 232 с. — *Величко А. А.* О возрасте морен Днепровского и Донского ледниковых языков. — В кн.: Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980, с. 7—19. — *Вульф Е. В.* Итоги изучения истории развития флоры СССР за последние 16 лет. — Бот. журн. СССР, 1934, т. 19, № 4, с. 64—100. — *Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 545 с. — *Герасимов И. П.* Лёсс, перигляциал и палеолит Средней Европы и взаимоотношение между ними. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1969, № 6, с. 5—14. — *Голубев В. А.* Нові дані до питання про генезис Канівських дислокацій. — Геол. журн., 1966, т. 26, № 1, с. 120—121. — *Голубев В. А.* Строение и генезис Каневских и Мошногорских дислокаций в свете новых данных. — Геол. журн., 1970, т. 30, № 4, с. 82—91. — *Горчаковский П. Л.* Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала: Тр. Ин-та экологии растений и животн., 1968, т. 59. 207 с. — *Гринь Ф. О.* Лісова рослинність Немирівського району. — Журн. Ін-ту бот. АН УСРР, 1936, № 8, с. 75—133. — *Гринь Ф. О.* Рефугіуми міжльодовикових лісових реліктів на Сумщині. — Укр. бот. журн., 1957, т. 14, № 1, с. 43—56. — *Гричук В. П.* Растительность. — В кн.: Палеогеография Европы в позднем плейстоцене. М.: Ин-т геогр. АН СССР, 1973, с. 182—220. — *Гроссет Г. Э.* Некоторые соображения относительно генезиса растительности и почв лесостепи Восточной Европы. — Землеведение, 1933, т. 35, № 4, с. 273—312. — *Гроссет Г. Э.* О возрасте реликтовой флоры равнинной европейской части СССР. — Землеведение, 1935, т. 37, № 3, с. 185—234. — *Гроссет Г. Э.* Распространение рас *Cornus sanquinea* s. l. и история широколиственных лесов европейской части СССР. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1958, т. 63, вып. 4, с. 77—86. — *Гроссет Г. Э.* Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1962, т. 67, вып. 3, с. 94—109. — *Гроссет Г. Э.* Антигляциализм в ботанической географии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1966, т. 71, вып. 2, с. 147—158. — *Гроссет Г. Э.* Перигляциальный климат верхнего плейстоцена, вызвавший исчезновение зоны широколиственных лесов на территории Европы, и возраст реликтов этой формации. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1971, т. 76, вып. 1, с. 18—36. — *Доктуровский В. С.* О межледниковых флорах СССР. — Почвоведение, 1930, № 1—2, с. 5—22. — *Доппельмайр Г. И.* Материалы к изучению Черкасского бора. — Лесн. журн., 1917, № 4—6, с. 187—220. — *Дорофеев П. И.* Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, т. 4, с. 5—180. — *Дорофеев П. И.* Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1964. 45 с. — *Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л.* Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 591 с. — *Дубовик О. Н.* Основные черты развития флоры Донецкой Лесостепи. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого. Киев: Наук. думка, 1965, т. 2, с. 143—155. — *Заверуха Б. В.* К истории развития флоры Южной Волыни. — В кн.: Природная обстановка и фауны прошлого. Киев: Наук. думка, 1965, т. 2, с. 156—161. — *Заверуха Б. В.* Флора Волыно-Подолии и ее генезис. Киев: Наук. думка, 1985. 192 с. — *Зеров Д. К.* Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень. — Бот. журн. АН УРСР, 1952, т. 9, № 4, с. 3—18. — *Иванова И. К.* Палеоэкология мустье Приднестровья и стратиграфия верхнего плейстоцена перигляциальной зоны юга европейской части СССР. — В кн.: Исследования четвертичного периода. М.: Наука, 1986, с. 156—167. — *Ильин М. М.* К реликтовой флоре Южного Урала. — Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 1922, т. 21, № 1, с. 1—11. — *Ильин М. М.* О липе в окрестностях г. Красноярска. — Бот. журн. СССР, 1934, т. 19, № 4, с. 385—392. — *Ильин М. М.* Полиплоидия, видообразование и миграция. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 181—238. — *Кац Н. Я.* О ледниковых убежищах и расселении широколиственных пород на Восточно-Европейской равнине в послевалдайское время. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1952, т. 57, вып. 6, с. 56—59. — *Кац Н. Я.* О центрах консервации, времени и условиях расселения некоторых широколиственных пород в европейской части СССР в валдайскую и послевалдайскую эпохи. — Тр. Комис. по изуч. четвертичн. периода, 1955, вып. 12, с. 58—63. — *Клеопов Ю. Д.* Рештки степової рослинності в Черкаській окрузі. — В кн.: Охорона пам'яток природи на Україні, 1928, вип. 2, с. 41—48. — *Клеопов Ю. Д.* Про маріупольську флору в зв'язку з реліктовим питанням на Україні. — Вісн. Київ. бот. саду, 1930, № 11, с. 21—40. — *Клеопов Ю. Д.* До історії рослинного вкриття України. — В кн.: Четвертинний період, 1931, Київ, вип. 1—2, с. 123—151. — *Клеопов Ю. Д.* Рослинне вкриття південно-західної частини Донецького кряжа. — Вісн. Київ. бот. саду, 1933, № 15, с. 9—

162. — *Клеопов Ю. Д.* Про геоморфогенетичні мотиви розвитку рослинного вкриття УРСР. — Журн. Ін-ту бот. АН УРСР, 1935, № 5, с. 13—74. — *Клеопов Ю. Д.* Ботаніко-географічні етюди. І. Про нові знахідки *Euonytus nana* M. B. І *Coronilla elegans* Panč. в УРСР. — Журн. Ін-ту бот. АН УРСР, 1938а, № 17 (25), с. 97—165. — *Клеопов Ю. Д.* Реликты во флоре широколиственных лесов европейской части СССР. — Сов. бот., 1938б, № 2, с. 48—52. — *Клеопов Ю. Д.* Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 183—255. — *Клоков М. В.* Основные этапы развития равнинной флоры европейской части СССР. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 376—406. — *Коржинский С. И.* Следы древней растительности на Урале. — Изв. АН, 1894, т. 1, № 1, с. 21—31. — *Коржинский С. И.* Растительность России. — В кн.: Словарь Брокгауза—Эфрона. СПб., 1899, т. 27А, с. 42—49. — *Краснов А. Н.* Травяные степи северного полушария. — Изв. Об-ва любит. естествозн., антропол. и этнографии. — Тр. геогр. отд., 1894, т. 81, вып. 1. 294 с. — *Крылов П. Н.* Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау. — Изв. Томск. ун-та, 1891, № 3, с. 1—40. — *Крылов П. Н.* Краткий очерк флоры Томской губ. и Алтая. — Изв. СПб. бот. сада, 1902, № 2—3, с. 1—26. — *Кудряшова Г. Л.* Род *Lilium* L. на Кавказе. — В кн.: Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971, т. 8, с. 95—109. — *Лавренко Е. М.* Леса Донецкого кряжа. — Почвоведение, 1926, № 3—4, с. 25—42. — *Лавренко Є. М.* Рослинність України. — Вісн. природозн., 1927а, № 1—2, с. 1—41. — *Лавренко Є. М. Coronilla elegans* Panč. на Україні в зв'язку з питанням про третичні лісові релікти: Тр. с.-г. бот., Харків, 1927б, т. 1, вип. 3, с. 1—7. — *Лавренко Е. М.* Лесные реликтовые (третичные) центры между Карпатами и Алтаем. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1930, т. 15, № 4, с. 351—363. — *Лавренко Е. М.* История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений. — В кн.: Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 235—296. — *Лавренко Е. М.* Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе. — В кн.: Проблемы ботаники. М.: Изд-во АН СССР, 1950, т. 1, с. 5—38. — *Леонова Т. Г.* Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л.: Наука, 1974. 132 с. — *Литвинов Д. И.* Геоботанические заметки о флоре европейской России. — Бюл. МОИП, нов. сер., 1890, вып. 3, с. 322—434. — *Литвинов Д. И.* О реликтовом характере флоры склонов европейской России. — Тр. Бот. музея АН, 1902, т. 1, с. 76—109. — *Литвинов Д. И.* Киргизское предание о произрастании дуба в Акмолинской области. — Тр. Бот. музея АН, 1905, т. 2, с. 84—91. — *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 557 с. — *Майр Э.* Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с. — *Малеев В. П.* Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа и Крыма) в четвертичном периоде. — Тр. Гос. Никит. бот. сада, 1948, т. 25, вып. 1—2, с. 3—28. — *Мамаев С. А., Семериков Л. Ф.* Актуальные вопросы популяционной биологии растений. — Экология, 1981, № 2, с. 5—14. — *Мартьянов Н. Ф.* Флора Южного Енисея. Красноярск, 1923. 128 с. — *Махнев А. К.* Популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Свердловск, 1982. 49 с. — *Махов Г. Г.* Почвы Донецкого кряжа. — Почвоведение, 1926, № 3—4, с. 1—24. — *Мензбир М. А.* Орнитологическая география европейской России. — Учен. зап. Моск. ун-та, отд. естеств.-истор., 1882, вып. 2—3. 494 с. — *Мищенко П. И.* К систематике и географии некоторых родов сем. *Liliaceae*. — Тр. Бот. музея АН, 1911, т. 8, с. 172—202. — *Молотилов А. О.* Очерки природы северо-запада Барабы: Тр. Томск. ун-та, 1912, т. 1, с. 51—61. — *Набоких А. И.* Краткие заметки о грунтах Подольской губ. и соседних местностей. — Зап. Об-ва Подольск. естествоисп. и любит. природы, Винница, 1915, вып. 3. 100 с. — *Николаев Е. В.* Род *Fraxinus* (*Oleaceae*) во флоре СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1419—1432. — *Новопокровский И. В.* Растительность Донского края. — Журн. Новочеркас. отд. Рус. бот. об-ва, 1920, № 1, с. 1—12. — *Пачоский И. К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. — Зап. Новорос. об-ва естествоисп., 1910, приложение к т. 34. Херсон. 430 с. — *Пачоский И. К.* Очерк растительности Бессарабии. Кишинев, 1914. 51 с. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. I. Леса. Херсон, 1915. 203 с. — *Полищук В. В.* Состав, географические особенности и генезис гидрофауны водоемов Украины: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук, 1978. 72 с. — *Попов М. Г.* К истории развития флоры (флорогенеза) Украины. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1947, т. 52, № 1, с. 91—108. — *Пояркова А. И.* Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей всего рода *Acer* L. — В кн.: Флора и систематика высших растений. — Тр. Бот. ин-та. Л.: Изд-во АН СССР, 1933, сер. 1, вып. 1, с. 225—274. — *Прейн Я. О.* Предварительный отчет об исследованиях липы в окрестностях г. Красноярска. — Изв. Вост.-Сиб. отд. ИРГО, 1895, т. 25, № 4—5, с. 21—31. — *Природа* и древний человек. М.: Мысль, 1981. 223 с. — *Радде-Фоміна О. Г.* До питання систематики роду *Carpinus* в межах СРСР. — Тр. Фіз.-мат. відділу, 1929, т. 15, ч. 1, с. 51—106. — *Радде-Фоміна О. Г.* До систематики поліморфного виду *Acer campestre*. — Журн. Ін-ту бот. ВУАН, 1934, № 2 (10), с. 3—28. — *Самойлова Е. М.* Луговые почвы лесостепи. М.: Изд-во МГУ, 1981. 283 с. — *Семериков Л. Ф., Казанцев В. С.* Популяционная структура дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Поволжье и Предуралье. — Экология, 1979, № 2, с. 7—13. — *Спрыгин И. И.* О некоторых лесных реликтах Приволжской возвышенности. — Учен. зап. Казан. гос. ун-та, 1936, т. 96, вып. 6, с. 67—117. — *Сукачев В. Н.* Избр. соч. Л.: Наука, 1973, т. 2. 352 с. — *Танфильев Г. И.* Главнейшие черты растительности России. Приложение к кн.: *Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий. СПб., 1903, с. 315—432. — *Тахтаджян А. Л.* К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 11, с. 1635—1652. — *Тюрин И. В.* Почвы лесостепи. — В кн.: Почвы СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, т. 1, с. 107—132. — *Удра И. Ф.* Расселение древесных растений, их миграционные возможности и биогеографическая интерпретация событий четвертичного периода. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 8, с. 1047—1059. — *Удра И. Ф.* Интерпретация палеогеографиче-

ской обстановки Полесья и окружающих его районов на основе ботанических данных. — Бот. журн., 1982б, т. 67, № 1, с. 94—100. — *Удра И. Ф.* *Cornus mas* (*Cornaceae*) на Украине — реликт третичных лесов. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 33—42. — *Удра И. Ф.* Достоверность воссоздания палеогеографической обстановки согласно миграционно-климатической концепции. — В кн.: V съезд ГО УССР, тез. докл. Киев: Наук. думка, 1985а, с. 90—91. — *Удра И. Ф.* Естественное расселение древесных гемианемохоров. — Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 1985б, вып. 137, с. 37—43. — *Удра И. Ф.* О восстановлении смен растительного покрова в четвертичном периоде. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1043—1049. — *Флора европейской части СССР*, т. 4. Л.: Наука, 1979. 355 с. — *Шарлемань Н. В.* Новый для фауны бассейна Днепра зверь — выхухоль. — Укр. охотник и рыболов, 1925, № 6, с. 9—14. — *Шарлемань Н. В.* Про поширення хохулі (Desmona moschata L.) в сточищі Дніпра в зв'язку з геологічним минулим. — В кн.: Четвертинний період. Київ, 1931, вип. 1—2, с. 169—175. — *Lawrenko E. M.* Über die Entwicklungszentren der Flora der Ukraine und das Alter des ukrainischen Endemismus. — Die Quartärperiode, Kyjiw, 1932, lief. 4, S. 27—43.

Отделение географии Института геофизики АН УССР, Киев.

Получено 25 III 1986.

SUMMARY

Various points of view on the history of broad-leaved forests with Tertiary relicts and disjunctive species confined to uplands of the East-Europe Plain, and account of contemporary reconstruction of the Quaternary nature by paleogeographers are given. Areal analysis of this flora, enriched by relict, endemic and disjunctive areal species, the variety of forms of woody plants, and the calculation of their migration capabilities carried out earlier allowed us to make the conclusion about autochthonous development of this flora in refuges of the region. At the same time gradual impoverishment of flora and enrichment of it by immigration elements took place.

СООБЩЕНИЯ

УДК 576.582

М. И. Качаева, Е. И. Назарова

ИЗУЧЕННОСТЬ АЛЬГОФЛОРЫ ЗАБАЙКАЛЬЯ

M. I. KACHAEVA, E. I. NAZAROVA. THE STUDY OF THE TRANSBAIKALIAN ALGOFLORA

Представлен обзор работ по изучению альгофлоры Забайкалья. Альгологические исследования в Забайкалье начали осуществляться значительно позже, чем в европейской части СССР, а наиболее детальное исследование водорослей стало проводиться только в конце 60-х годов в связи с освоением и хозяйственным использованием природных ресурсов Забайкалья.

Развитие народного хозяйства Забайкалья прежде всего связано с использованием богатейших естественных ресурсов, в том числе и водных. Однако освоение водоемов данного региона пока остается неудовлетворительным. Одной из причин такого положения является слабая их изученность.

Проблема рационального использования и охраны водных ресурсов включает широкий круг вопросов, и решение ее возможно лишь на основе выявленных закономерностей жизни водоема. Водоросли, как известно, представляют собой один из основных компонентов водного биоценоза, являясь главным продуцентом органического вещества; значительна их роль в формировании кислородного режима, в санитарной оценке состояния водоемов и т. д. Все сказанное подчеркивает необходимость широкого гидробиологического изучения рек и озер Забайкалья, в частности исследования альгофлоры.

Первые сведения о водорослях Забайкалья появились только в послереволюционный период (Скворцов, 1918; Мейер, Рейнгард, 1925), это примерно на сто лет позже, чем соответствующие данные о европейской части СССР. Б. В. Скворцов (1918) приводит материалы по флоре водорослей Азиатской России, специальный раздел посвящен изучению водорослей Амурской и Забайкальской областей и содержит данные по альгофлоре небольших рек — Зеи и Кульдо. В работе К. И. Мейера и К. Н. Рейнгарда (1925) описаны флора озера Байкал, а также видовой состав водорослей, найденных в пробах из озер Забайкалья — Боданагда, Духовое, Цаган-нор. Позднее в работе, посвященной изучению озера Котокель (Кожов, 1938), приводятся данные по планктону. В частности указывается на доминирование в июльском планктоне этого озера синезеленых и диатомовых водорослей и на вертикальное перемещение отдельных компонентов в течение суток. В зарубежной печати были опубликованы статьи Скворцова о диатомовых оз. Кенон и р. Аргунь (Skvortzov, 1938а, б). Автор изучил диатомовые водоросли перифитона оз. Кенон, аннотированный список которых включает 111 таксонов, из них 11 видов описаны как новые, ранее неизвестные науке. Он приводит также подробный видовой состав диатомовых микрофитобентоса р. Аргунь.

Специально флоре оз. Духового посвящена работа А. П. Скабичевского (1942). В ней даны сведения по видовому составу фитопланктона и диатомовых обрастаний. Автор обнаружил 78 видов и разновидностей водорослей. В результате исследования обрастаний он выделяет четыре группы водорослей, приуроченных к определенному виду субстрата. В работе описаны 6 новых для науки таксонов водорослей.

Круглогодичные исследования фитопланктона оз. Кенон содержит публикация М. И. Качаевой (1968); впервые были получены данные о периодичности

развития фитопланктона в этом небольшом умеренно-эвтрофном озере Забайкалья, установлены два пика в развитии фитопланктона: в период открытой воды в августе, главным образом за счет синезеленых водорослей, и в период ледостава в феврале за счет диатомовых (*Cyclotella*). Автор отмечает, что развитие водорослей подо льдом можно считать примечательным фактом, который объясняется отсутствием снежного покрова в зимний период в условиях Забайкалья. Интересно отметить, что в озерах центральной Японии (Rodhe, 1955) зимой подо льдом наблюдается высокое содержание хлорофилла, превышающее таковое в озерах, свободных ото льда. Это обстоятельство, по нашему мнению, дает основание предполагать, что мощный ледовый покров, сковывающий озера Забайкалья, снижает турбулентность воды и способствует развитию растительного планктона. Эти данные по оз. Кенон включены в обобщающую сводку «Планктон морей и континентальных водоемов» (Киселев, 1980).

Первые сведения о видовом составе, сезонном развитии, численности и биомассе фитопланктона в одной из крупнейших озерных систем Забайкалья — Ивано-Арахлейской — содержит статья Качаевой (1967). Позднее фитопланктон этих озер детально изучала Т. Н. Морозова (1975). В результате исследований выявлены 235 видов и разновидностей водорослей, отмечены особенности экологии некоторых видов, обнаружена приуроченность максимального обилия различных групп водорослей к определенному времени года, указано на различие видового состава фитопланктона по уровню трофии озер, подсчитана среднемноголетняя биомасса фитопланктона. Морозова (1972) обнаружила редкие и новые таксоны золотистых водорослей в водоемах Забайкалья.

Изучению продуктивности фитопланктона Ивано-Арахлейских озер посвящена работа Е. И. Бондаревой (1975). Она исследовала интенсивность фотосинтеза фитопланктона в зависимости от времени года, распределения планктона и степени освещенности, а также сделала попытку количественно оценить роль подледного фотосинтеза в балансе органического вещества. Все исследованные Бондаревой озера отнесены к трем различным трофическим типам. О фитопланктоне и фитобентосе одной из горных рек Забайкалья — Ингоды — сообщается в ряде работ Качаевой (1971, 1975, 1976). Подобные исследования на реках Забайкалья проводились впервые. Автор зарегистрировала 267 видов, разновидностей и форм водорослей, из которых 241 входят в состав обрастаний и 60 — в фитопланктон. Установлена количественная характеристика фитопланктона и обрастаний, указано на изменения разнообразия водорослей по течению р. Ингоды в зависимости от высоты над уровнем моря и от сезона года. На основании этих данных выделены три пояса в развитии обрастаний: высокогорный, или альпийский, горный и предгорный. Кроме того, дана характеристика санитарного состояния р. Ингоды.

Изучение процесса формирования фитопланктона, донного населения и ихтиофауны в Краснокаменском водохранилище проводила Забайкальская комплексная экспедиция Лимнологического института СО АН СССР. Фитопланктон исследовал З. П. Оглы (1977). Автор сообщает сведения о видовом составе, численности и биомассе, сезонных и годовых изменениях фитопланктона. Позднее работы на водохранилище были продолжены кафедрой зоологии Читинского педагогического института (Качаева, Горлачев, 1984). Получены данные по летнему фитопланктону водохранилища, в составе которого отмечены 47 видов, относящихся к 4 отделам водорослей. Анализ видового состава водорослей позволил сделать вывод, что фитопланктон водохранилища к моменту исследования вполне сформировался и имеет своеобразный характер. Отмечены высокие показатели численности и биомассы фитопланктона, образующиеся за счет массового развития синезеленых водорослей, главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena lemmermannii*, до уровня «цветения» воды и приведены данные по сапробности водоема. Специально фитопланктону одной из крупных озерных систем Центрального Забайкалья — Еравно-Харгинской — посвящена работа М. И. Качаевой и Г. Л. Карасева (1977). С мая 1972 г. по август 1973 г. авторы изучали видовой состав, численность и биомассу фитопланктона озер Большое Еравное, Малое Еравное, Сосновское, Большая Харга, Исинга, Гунда, Холинха. Фитопланктон исследованных озер достаточно разнообразен. Обнаружены 63 таксона водорослей, из них 22 — синезеленых, 12 —

диатомовых и 27 — зеленых. В большинстве озер весной доминируют золотистые водоросли, преимущественно *Dinobryon divergens*, летом преобладают синезеленые. Численность их достигает 0.1—3 млн. кл/л, биомасса — 0.1—45 г/м³. Отмечены различия в сезонной динамике фитопланктона для озер разного уровня трофности.

Некоторые сведения о составе планктона озер Большое Леприндо и Леприндокан, расположенных на крайнем севере Забайкалья, приведены в работе Н. Л. Антиповой и Е. Л. Шульга (1964). Авторы указывают на развитие водорослей в этих озерах в подледный период. Санитарно-биологическая характеристика оз. Арей на основе изучения его альгофлоры приводится в статье М. И. Качаевой и В. Е. Мироновой (1984). Оз. Арей, находящееся на юге Забайкалья, как свидетельствует опыт, обладает целебными свойствами. Эксплуатация озера без учета методов его рационального использования таит опасность появления в воде органических и токсических веществ, превышающих предельно допустимую концентрацию. В связи с этим авторы вышеуказанной работы поставили задачу выяснить, насколько велики самоочистительные процессы в оз. Арей. С этой целью изучали качественный и количественный состав альгофлоры, соотношение сапробных организмов, на основе чего дали оценку санитарного состояния оз. Арей и рекомендации для улучшения качества воды в нем.

Имеются также довольно подробные флористические сведения о фитопланктоне разнотипных рек Прибайкалья и Забайкалья. Так, данные о фитопланктоне нижнего течения и дельтовых проток р. Селенги, ее стока рассматриваются в работах Г. И. Поповской (Поповская, 1960; Поповская, Вотинцев, 1964). Л. А. Устюжанина (1967) изучала зимне-ранневесенний фитопланктон р. Селенги, доминантными формами которого являются *Chlorogonium popovae*, *Synedra ulna* var. *danica*, *Synedra acus*. Наиболее интересен из них вид *Chlorogonium popovae*, который впервые был описан Устюжаниной (1965).

Исходя из вышесказанного, можно отметить, что за последние годы сделано немало в изучении гидробиологии и альгологии Забайкалья. Однако изученность разветвленной речной системы рек и разнотипных озер крупного региона нашей страны остается до настоящего времени далеко не полной. Так, верховья бассейна р. Лены, включая Витим, часть левобережных притоков в альгологическом отношении начали изучаться лишь в последние два года лабораторией гидробиологии СибрыбНИИпроект (г. Улан-Удэ). Из бассейна р. Амур наиболее изученной оказывается альгофлора р. Ингоды и ее притоков; более крупные реки — Онон и Шилка — пока не изучались, а для р. Аргунь известны лишь отрывочные флористические данные. Практически не проводились также исследования на таких крупных озерах севера Забайкалья, как Орон, Ничатка, Большое Леприндо, Малое Леприндо и др., хотя изучение их крайне необходимо в связи с освоением рудных месторождений Удокана и строительством БАМа. В последнее время кафедра зоологии Читинского государственного педагогического института принимает ряд мер для исследования небольших озер Читинской обл.: Николаевское, Танга и др.

В целом можно сказать, что работы по изучению альгофлоры Забайкалья ведутся по разным планам, часто с разрывом во времени, небольшой группой специалистов, работающих в разных научных учреждениях (Читинский государственный педагогический институт, лаборатория лимнологии Читинского института природных ресурсов СО АН СССР, СибрыбНИИ). До сего времени отсутствуют обобщающие статьи и монографии по альгофлоре этого крупного региона нашей страны.

ЛИТЕРАТУРА

Антипова Н. Л., Шульга Е. Л. Некоторые данные о планктоне озер Большое Леприндо и Леприндокан в подледный период. — В кн.: Сборник кратких сообщений и докладов о научной работе по биологии и почвоведению. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1964, с. 3—5. — *Бондарева Е. И.* Первичная продукция и деструкция органического вещества Ивано-Арахлейских озер (Забайкалье): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Иркутск, 1975. 23 с. — *Качаева М. И.* Видовой состав и сезонные изменения фитопланктона основных озер Ивано-Арахлейской системы. — Учен. зап. Иркут. гос. ун-та, 1967, с. 25—39. — *Кача-*

ева М. И. Фитопланктон озера Кенон. — Изв. Забайкал. фил. ВГО, Чита, 1968, т. 4, вып. 6, с. 48—53. — *Качаева М. И.* О подледном (зимне-весеннем) развитии обрастаний реки Ингоды у г. Читы. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Чита: Изд-во Забайкал. отд-ния бот. об-ва АН СССР, 1971, с. 30—35. — *Качаева М. И.* Редкие и интересные диатомовые водоросли из горной реки Ингоды (Забайкалье). — Нов. сист. низш. раст., 1975, т. 12, с. 130—132. — *Качаева М. И.* Водоросли донных обрастаний в р. Ингоде (Забайкалье). — Гидробиолог. журн., 1976, т. 12, № 3, с. 68—72. — *Качаева М. И., Горлачев В. П.* Летний фитопланктон Краснокаменского водохранилища. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Иркутск: Изд-во Забайкал. отд-ния бот. об-ва АН СССР, 1984, с. 57—63. — *Качаева М. И., Карасев Г. Л.* Фитопланктон Еравно-Харгинских озер. — В кн.: Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. фил. СО АН СССР, 1977, с. 73—83. — *Качаева М. И., Миронова В. Е.* Санитарно-биологическая характеристика озера Арей на основе изучения его альгофлоры. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Иркутск: Изд-во Забайкал. отд-ния бот. об-ва АН СССР, 1984, с. 64—66. — *Киселев И. А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1980, т. 2. 437 с. — *Кожов М. М.* Озеро Котокель. — Изв. Биол.-геогр. НИИ Вост.-Сиб. ун-та, 1938, т. 6, вып. 1—2, с. 120—140. — *Мейер К. И., Рейнгард К. Н.* Флора водорослей озера Байкала.—Бюл. Моск. об-ва испыт. прир., 1925, вып. 3—4, с. 203—249. — *Морозова Т. Н.* О нахождении редких и новых видов золотистых водорослей для флоры СССР в водоемах Забайкалья. — Тез. докл. II науч. конф. ботаников Забайкалья. Чита, 1972, с. 27—29. — *Морозова Т. Н.* Сезонные и годовые изменения фитопланктона Ивано-Арахлейских озер: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Иркутск, 1975. 17 с.—*Оглы З. П.* Формирование фитопланктона одного из водохранилищ степной зоны Забайкалья. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в водоемах. (тез. докл.). Лиственничное на Байкале. 1977, с. 105—106. — *Поповская Г. И.* О фитопланктоне дельтовых протоков р. Селенги. Иркутск: Изд-во СО АН СССР, 1960, с. 71—80. — *Поповская Г. И., Вотинцев К. К.* Биоток реки Селенги и его роль в жизни Селенгинского мелководья Байкала. — ДАН СССР, 1964, т. 158, № 1, с. 208—211. — *Скабичевский А. П.* Материалы по водорослям озера Духового. — Изв. Биол.-геогр. НИИ Вост.-Сиб. ун-та, 1942, т. 9, вып. 1—2, с. 49—72. — *Скворцов Б. В.* Материалы по флоре водорослей Азиатской России. — Журн. рус. бот. об-ва. Петроград, 1918, с. 117—118. — *Устюжанина Л. П.* Новый вид *Chlorogonium* из р. Селенги (Забайкалье). — Нов. сист. низш. раст., 1965, с. 37—41. — *Устюжанина Л. П.* Зимне-ранневесенний фитопланктон реки Селенги и придельтового участка Байкала. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 5, с. 672—675. — *Rodhe W.* Can plankton production proceed during winter darkness in subarctik lakes? — Verhande. Intechat verein Limnol., 1955, Bd 12, S. 117—122. — *Skvortzow B.* Diatoms from Argun river. — Hsing-An-Pei Province, Manchoukuo, Harbin, 1938a, p. 43—73. — *Skvortzow B.* Diatoms from Kenon Lake, Transbaicalia Siberia. — Philip. J. Sci. of Harbin, 1938b, p. 399—423.

Читинский педагогический институт.

Получено 29 XII 1985.

SUMMARY

A review of works concerned with the study of Transbaikalian algoflora is presented. Algological investigations of this region have been started much later than those of the European part of the USSR. The detailed investigation of algae was initiated only in late 60's due to the economic utilization of Transbaikalian natural resources.

И. Л. Навроцкая

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЛИХЕНОФЛОРЫ БУКОВЫХ ЛЕСОВ УКРАИНЫ

I. L. NAVROTSKAJA. THE COMPARATIVE ANALYSIS OF LICHEN FLORA OF BEECH FORESTS OF THE UKRAINE

Сравнение флор лишайников буковых лесов Украинских Карпат, Крыма и Подолии, проведенное по структуре ведущих семейств, позволило выявить большее флористическое своеобразие горных (карпатских и крымских) лихенофлор по сравнению с флорой лишайников равнинных подольских лесов. Об этом также свидетельствуют полученные значения коэффициента ранговой корреляции Кендэла, указывающие на степень сходства и различия изученных лихенофлор. Сделан вывод о том, что наличие монтанных карпатских лишайников в составе лихенофлоры подольских буковых лесов является одним из доказательств генетического родства горных и равнинных буковых лесов Украины.

Для выяснения общих ботанико-географических особенностей и для целей флористических исследований необходим не только точный подсчет числа видов, родов и семейств, но и сравнение различных флор, близких по своим особенностям и по площадям занимаемых ими территорий (Окснер, 1974). Как известно, для подобного сравнения важно, чтобы сравниваемые флоры были примерно в равной степени хорошо изучены и объем таксонов в них понимался одинаково. Мы изучали лихенофлору буковых лесов УССР, в состав которых входят горные леса Украинских Карпат и Крыма, а также равнинные леса Подолии (Расточье, Ополье, Западная Подолия). Для выяснения флористико-систематических особенностей лихенофлоры буковых лесов УССР, а также с целью определения места каждой изученной лихенофлоры (Украинские Карпаты, Крым, Подолия) во флоре лишайников буковых лесов Украины мы провели сравнение всей флоры с флорами, ее составляющими.

Лихенофлора буковых лесов Украины насчитывает 380 видов, относящихся к 32 семействам и 96 родам; в карпатских буковых лесах произрастают 322 вида, принадлежащих к 32 семействам и 93 родам; в крымских — 152 вида из 26 семейств и 65 родов; в подольских — 104 вида из 23 семейств и 39 родов. Хотя по своим размерам сравниваемые территории обнаруживают значительные различия, степень полноты и тщательности изученности лихенофлоры каждой из них была примерно одинаковой.

По мнению А. И. Толмачева (1970а, б, 1974), систематическая структура флор при сравнительном их рассмотрении приобретает значение одного из существенных показателей, определяющих региональную принадлежность флоры. Для

ТАБЛИЦА 1

Место ведущих по числу видов семейств в сравниваемых лихенофлорах

Семейство	Украина		Украинские Карпаты		Крым		Подолия	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Lecideaceae	1—2	10.26	2	9.00	2	9.86	6	5.76
Parmeliaceae	1—2	10.26	1	11.18	1	15.79	2—3	9.61
Lecanoraceae	3	7.63	5	6.83	4	7.89	1	14.42
Verrucariaceae	4	7.37	7	5.90	9—10	3.29	4	7.69
Cladoniaceae	5	6.58	6	6.52	8	5.26	5	6.73
Pertusariaceae	6—7	6.31	3—4	7.14	5—6	7.24	2—3	9.61
Usneaceae	6—7	6.31	3—4	7.14	7	5.92	7—8	3.85
Caliciaceae	8	5.00	8	4.35	3	8.55	10	1.92
Arthopyreniaceae	9—10	3.95	9	3.73	9—10	3.29	9	2.88
Teloschistaceae	9—10	3.95	10	3.10	5—6	7.24	7—8	3.85

Примечание. Здесь и в табл. 2: 1 — занимаемое место, 2 — процент от общего числа видов.

получения единообразия сопоставляемых данных, что необходимо при любом сравнительном изучении, рекомендуется проводить сравнение 10 ведущих семейств (родов), входящих в состав флор, по их процентному соотношению, чтобы в какой-то степени пренебречь пространственной неравномерностью территорий. Как отмечает Толмачев (1974 : 124), «лицо» систематической структуры флоры отчетливо выделяется при анализе порядкового расположения всего 10 ведущих семейств (родов), представляющих «головную часть флористического спектра». Ряд авторов (Толмачев, 1970а, б; Заки, Шмидт, 1972, 1973; Ребристая, Шмидт, 1972; Шмидт, 1980; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1980) считают, что на систематической структуре флоры в меньшей степени, чем на других показателях, сказываются неполнота инвентаризации флоры, разница во флористическом богатстве и в площадях исследуемых территорий. Практически все наиболее характерные черты систематической структуры флоры сосредоточены в наборе 10 ведущих семейств (родов), при этом мы имеем дело не со случайным набором таксонов, а с единственно возможной в данных условиях последовательностью их расположения.

Проанализируем прежде всего роль 10 ведущих семейств из сравниваемых нами лихенофлор (табл. 1).

Сопоставление мест, занимаемых ведущими семействами лишайников, показывает, что самой близкой к лихенофлоре буковых лесов Украины по флористическому спектру является лихенофлора Украинских Карпат, наиболее резко от нее отличается лихенофлора Подолии. Эти различия в значительной степени определяются своеобразием условий, в которых произрастают буковые леса Украинских Карпат и Подолии.

Большой удельный вес во флорах лишайников буковых лесов Украинских Карпат и Крыма, занимаемый семействами *Lecideaceae*, *Parmeliaceae* и *Pertusariaceae*, является специфичным для этих горных лихенофлор. Для лихенофлоры равнинных подольских буковых лесов характерно преобладание неморальных лишайников семейств *Lecanoraceae* и *Parmeliaceae*, а также видов сем. *Verrucariaceae*.

Сравнение роли ведущих родов лишайников в лихенофлоре буковых лесов УССР с их ролью во флорах, ее составляющих, подтверждает вышесказанное (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Место ведущих по числу видов родов в сравниваемых лихенофлорах

Род	Украина		Украинские Карпаты		Крым		Подолия	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Parmelia	1	6.05	1	7.14	1	9.21	3—4	7.69
Lecanora	2	5.53	3—4	4.97	2—3	5.26	1	12.50
Pertusaria	3	5.26	2	6.21	4	4.60	5	6.73
Cladonia	4	5.00	3—4	4.97	2—3	5.26	2	8.65
Verrucaria	5	3.68	9—10	2.48	—	—	3—4	7.69
Usnea	6	3.16	5	3.73	6—8	0.66	—	—
Arthonia	7—8	2.89	6	3.10	6—8	0.66	7—9	2.88
Bacidia	7—8	2.89	7—8	2.79	—	—	7—9	2.88
Opegrapha	9—10	2.37	7—8	2.79	6—8	0.66	7—9	2.88
Peltigera	9—10	2.37	9—10	2.48	5	2.63	6	5.77

Как уже отмечалось, лихенофлоры указанных территорий изучены относительно в равной мере, хотя в размерах этих территорий есть значительные различия, т. е. не соблюдено одно из требований, предъявляемое к флорам при их сравнении (Толмачев, 1974), поэтому мы не использовали коэффициентов видового и родового сходства флор (Шмидт, 1974), а провели сравнение структуры ведущих семейств флор лишайников при помощи рангового коэффициента корреляции Кендэла (Бернстейн, 1968; Шмидт, 1980). Этот коэффициент является «наиболее мощным из всех непараметрических ранговых коэффициентов

корреляции» (Заки, Шмидт, 1972 : 59). Коэффициент Кендэла имеет следующий вид

$$\tau = \frac{2S}{n(n-1)},$$

где S — сумма рангов, вычисляемая особым способом (Шмидт, 1980); n — число пар сравниваемых рангов. Коэффициент колеблется в пределах от —1 до +1. При $\tau=+1$ — полное сходство флор по структуре ведущих семейств, а при $\tau=-1$ — их полное различие. Результаты вычисления коэффициентов для сравниваемых лихенофлор приведены в табл. 3.

ТАБЛИЦА 3

Значения коэффициентов Кендэла сравниваемых лихенофлор

	Украина	Украинские Карпаты	Крым	Подолия
Украина	—	0.55	0.47	0.52
Украинские Карпаты	0.55	—	0.51	0.33
Крым	0.47	0.51	—	0.27
Подолия	0.52	0.33	0.27	—

Как видно из табл. 3, наиболее близкой (коэффициент ранговой корреляции Кендэла $\tau=0.55$) к флоре лишайников буковых лесов УССР оказывается лихенофлора буковых лесов Украинских Карпат. Это неудивительно, так как основное ядро лихенофлоры буковых лесов Украины составляют карпатские виды. Наименьшее сходство с лихенофлорой буковых лесов УССР ($\tau=0.52$), а также и Украинских Карпат отмечается у флоры лишайников равнинных подольских лесов, характеризующихся обедненным видовым составом по сравнению с горными буковыми лесами Украинских Карпат и Крыма. Наличие же некоторых монтанных карпатских видов (*Verrucaria floerkeana* DT. et Sarnth., *Peltigera horizontalis* (Huds). Baumg., *Pertusaria constricta* Erichs., *P. henrici* (Harm.) Erichs. и др.) в составе лихенофлоры равнинных буковых лесов Подолии подтверждает предположение Н. И. Косца (Косець, 1971) о генетическом родстве этих лесов с горными буковыми лесами Украинских Карпат. При сравнении структуры ведущих семейств флор лишайников данных территорий получен коэффициент ранговой корреляции ($\tau=0.33$), который также свидетельствует о сходстве лихенофлор карпатских и подольских буковых лесов.

Лихенофлоры крымских и карпатских буковых лесов обнаруживают между собой более значительное сходство ($\tau=0.51$), так как обе эти флоры являются горными и для них характерно большое число общих монтанных, субальпийских и альпийских видов. Однако в крымских буковых лесах обнаружены 30 видов, не произрастающих в буковых лесах Украинских Карпат. Это в основном высокогорные лишайники, растущие обычно в субальпийском и альпийском поясах. Снижение лишайников альпийского и верхнего горного лесного поясов объясняется тем, что в буковых лесах они находят для себя благоприятные условия местообитания. Лишайники буковых лесов Украинских Карпат по сравнению с крымскими обнаруживают большее флористическое богатство. В состав лихенофлоры этих лесов входит на 170 видов больше, чем в состав флоры лишайников буковых лесов Крыма. Это объясняется тем, что именно в Украинских Кар-

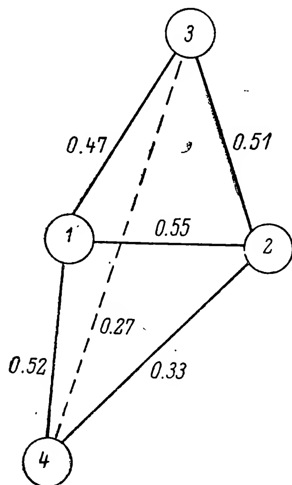


Схема корреляционных связей между структурами ведущих семейств сравниваемых лихенофлор буковых лесов.

1 — Украина, *2* — Украинские Карпаты, *3* — Крым, *4* — Подолия. *Цифры у линий* — коэффициенты ранговой корреляции Кендэла.

патах буковые леса находятся в наиболее благоприятных экологических условиях, способствующих сохранению целого ряда неморальных и монтанных видов с повышенной потребностью к влажности (Навроцкая, 1984). Наличие этих видов, а также бореальных и сниженных высокогорных лишайников и определяет развитие в буковых лесах Украинских Карпат по сравнению с крымскими более богатой и разнообразной лихенофлоры.

Наконец, самая слабая корреляционная связь (τ=0.27) обнаружена между лихенофлорами крымских и подольских буковых лесов, вероятно, вызванная причинами зонального порядка, определяющими специфику лихенофлор горных и равнинных лесов.

Обнаруженные корреляционные связи между сравниваемыми лихенофлорами можно изобразить в виде схемы, представленной на рисунке.

В результате проведенного сравнительного анализа лихенофлоры буковых лесов Украины показано, что по структуре ведущих семейств флоры лишайников буковых лесов Украинских Карпат, Крыма и Подолии в значительной степени сходны. В составе этих лихенофлор в спектрах ведущих семейств наиболее высокое положение занимают лишайники 5 семейств — *Lecideaceae*, *Parmeliaceae*, *Lecanoraceae*, *Pertusariaceae* и *Cladoniaceae* (табл. 1). Большой удельный вес во флорах лишайников буковых лесов Украинских Карпат и Крыма семейств *Lecideaceae*, *Parmeliaceae* и *Pertusariaceae* является специфичным для этих горных лихенофлор. Для лихенофлоры равнинных подольских буковых лесов характерно преобладание неморальных видов семейств *Lecanoraceae* и *Parmeliaceae*, а также аридных лишайников сем. *Verrucariaceae*. Как и для всех лесных флор, для лихенофлоры буковых лесов Украины отмечается наличие в составе ведущих семейств систематических групп, объединяющих значительное число эпифитных лишайников (роды *Parmelia*, *Lecanora*, *Pertusaria*), а также эпигейные виды сем. *Cladoniaceae*, которые играют значительную роль в формировании напочвенных лесных ценозов. Специфической особенностью лихенофлоры буковых лесов УССР является наличие в составе ведущих семейств лишайников сем. *Arthopyreniaceae* и высокое положение во флоре представителей родов *Arthonia* и *Opegrapha*.

ЛИТЕРАТУРА

Бернстейн А. Справочник статистических решений. — М.: Статистика, 1968. 162 с. — *Заки М. А., Шмидт В. М.* О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. 1. Методика и анализ структуры 5 региональных и 11 локальных флор. — Вестн. ЛГУ, Биология, 1972, № 9, вып. 2, с. 57—69. — *Заки М. А., Шмидт В. М.* О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. 2. Анализ структуры ведущих семейств и родов 10 региональных флор. — Вестн. ЛГУ, Биология, 1973, № 9, вып. 2, с. 47—51. — *Косець М. І.* Букові ліси. — В кн.: Рослинність УРСР, Ліси УРСР. Київ: Наук. думка, 1971, с. 137—193. — *Навроцкая И. Л.* Лишайники буковых лесов Украины: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1984. 20 с. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР (Морфология, систематика и географическое распространение). Вып. 2. Л.: Наука, 1974. 283 с. — *Ребристая О. В., Шмидт В. М.* Сравнение систематической структуры флор методом ранговой корреляции. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 11, с. 1353—1364. — *Толмачев А. И.* Богатство флор как объект сравнительного изучения. — Вестн. ЛГУ, Биология, 1970а, № 9, вып. 2, с. 71—83. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флорах Земного шара. — Вестн. ЛГУ, Биология, 1970б, № 15, вып. 3, с. 63—64. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П.* Ялтинский горно-лесной государственный заповедник. Киев: Наук. думка, 1980. 183 с. — *Шмидт В. М.* Количественные показатели в сравнительной флористике. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 7, с. 929—940. — *Шмидт В. М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 175 с.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 11 XII 1985.

УДК 582.341 : 581.526.33 Бот. журн., т. 72, № 3

Л. А. Волкова, Т. К. Юрковская

SPHAGNUM SUBFULVUM (*SPHAGNACEAE*) НА ААПА БОЛОТАХ ОНЕЖСКО-ПЕЧОРСКОГО ТИПА

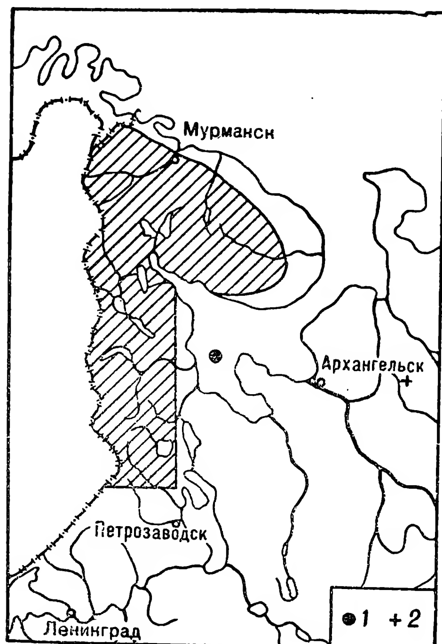
L. A. VOLKOVA, T. K. YURKOVSKAYA. *SPHAGNUM SUBFULVUM* (*SPHAGNACEAE*) IN THE AAPA BOGS OF ONEGO-PECHORA TYPE

Указываются новые местонахождения *Sphagnum subfulvum* на северо-востоке европейской тайги и рассматриваются его эколого-ценотические связи.

С тех пор как H. Sjörs (1944) впервые описал *Sphagnum subfulvum* и опубликовал первые сведения о его распространении в пределах Фенноскандии, наши знания о географии, экологии и фитоценологии этого вида значительно расширились. Подтверждается высказанное ранее автором предположение, что *S. subfulvum*, возможно, окажется циркумполярным видом. Анализ современных литературных данных показывает, что распространение вида приурочено в основном к хвойнолесной таежной зоне Голарктики с захождением в арктические районы (Steere, 1978). Вид заслуживает особого внимания, поскольку на болотах таежной зоны играет заметную роль, участвуя в формировании болотных фитоценозов, а в определенных фитоценозах выступает в роли доминанта или субдоминанта.

В пределах территории СССР *S. subfulvum*, как отмечает Л. И. Савич-Любицкая (1952), обнаруживает исключительно западное распространение. Его местонахождения приурочены главным образом к северо-западу европейской части СССР (Мурманская обл., Карельская АССР, Прибалтика) и после значительного перерыва в ареале вновь появляются на Дальнем Востоке. Р. Н. Шляков и Н. А. Константинова (1982) предполагают, что в Мурманской обл. его местонахождения связаны с наличием карбонатных пород и обычными для него являются гипново-сфагновые болота с осоками, *Eriophorum polystachyon* или с *Molinia caerulea*. Лучше всего его экология и особенности распространения изучены в Карелии (Юрковская, 1963, 1967; Максимов, 1982), где этот вид встречается преимущественно на болотах аапа типа в подзоне северной тайги и к югу от 62° становится, по-видимому, очень редок. А. И. Максимов (1982) обращает внимание на тот факт, что в его сборах нет ни одного образца из южной части Карелии, хотя исследования болот здесь проводились не менее интенсивно. Исследователи отмечают также, что *S. subfulvum* — довольно слабый эдификатор и часто растет вместе с другими видами сфагновых мхов, как, например, *S. papillosum* и *S. warnstorfii*.

Особый интерес вызывает нахождение *S. subfulvum* в растительном покрове аапа болот онежско-печорского типа, в бассейне р. Пинеги на Себболоте (см. рисунок). Нахождение его в пределах территории таежного северо-востока Русской равнины можно было бы зафиксировать как первые сборы; однако в гербарии мхов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР име-



Распространение *Sphagnum subfulvum* на севере европейской части СССР.

1 — Соловецкие острова (Поле, 1915); *2* — Себболото, р. Пинега. *Заштрихована* территория широкого распространения вида.

ются образцы, привезенные Р. Р. Поле в 1904 г. с Соловецких островов. В литературе этот материал был опубликован под названием *S. subnitens* Russow et Warnst. (Поле, 1915), но позднее переопределен Савич-Любицкой как *S. subfulvum.* Эти два близкородственных вида заслуживают особого внимания и специального исследования с тщательной оценкой их анатомо-морфологических признаков, экологии и уточнения географических ареалов. Несомненно одно, что *S. subnitens* является более редким видом и, по данным финского бриолога P. Isoviita (1970), распространен от хвойно-широколиственной до среднетаежной подзоны, обнаруживая в характере своего ареала некоторые океанические черты. Кроме того исследования, проведенные шведскими учеными (Björkbäck, Norling, 1984) с помощью дискриминантного анализа изменчивости стеблевых и веточных листьев *S. subfulvum* и *S. subnitens*, показали, что, несмотря на мелкие морфологические различия, существующие между двумя видами, а также наличие промежуточных переходных форм, затрудняющих их идентификацию, *S. subfulvum* заслуживает самостоятельного таксономического статуса.

В результате многолетних тщательных исследований растительности аапа болот онежско-печорского типа были выявлены сообщества с господством *S. subfulvum.* На Себболоте в качестве доминанта он обнаружен на низких плоских кочках аапа болот в грядово-мочажинно-озерковом и озерково-топяном комплексах в центре болота. В комплексах эти кочки занимают всего 5—15 % площади. Размеры кочек от 0.8×1, 1×1.5 до 3×5 м; высота от 5 до 15 см, уровень грунтовой воды на 5—10 см ниже поверхности мохового покрова. Почти все сообщества относятся к одной ассоциации Carex limosa—Sphagnum subfulvum. Постоянны здесь также *Andromeda polifolia*, *Equisetum fluviatile* и *Menyanthes trifoliata.* В моховом покрове постоянна примесь *Sphagnum papillosum*

Видовой состав сообществ с участием или господством *Sphagnum subfulvum* Sjörs на Себболоте (Архангельская обл.)

№ п. п.	Вид	Номер описания												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	*Andromeda polifolia*	1	3	4	3	3	3	1	3	3	2	2	1	3
2	*Betula nana*	—	—	—	1	2	2	1	—	3	3	3	3	3
3	*Oxycoccus palustris*	1	—	2	—	1	2	—	4	2	2	2	3	2
4	*Carex chordorrhiza*	—	2	—	—	2	1	2	1	—	1	3	—	2
5	*C. lasiocarpa*	—	—	—	—	—	2	2	1	3	5	4	5	4
6	*C. limosa*	4	4	4	2	2	3	2	4	—	1	2	—	—
7	*C. rostrata*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	1
8	*Baeothryon alpinum*	—	—	1	—	2	4	1	—	—	—	—	—	1
9	*B. cespitosum*	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	3
10	*Equisetum fluviatile*	3	2	3	3	1	2	2	—	3	—	—	2	1
11	*Menyanthes trifoliata*	4	4	2	4	4	4	3	—	—	2	2	1	2
12	*Eriophorum polystachyon*	—	—	—	1	1	1	1	—	1	2	2	2	1
13	*Drosera anglica*	2	—	—	—	2	—	—	2	—	—	—	—	1
14	*D. rotundifolia*	—	2	3	3	1	3	2	2	5	2	2	—	2
15	*Scheuchzeria palustris*	—	—	—	2	—	2	—	—	2	1	—	—	1
16	*Sphagnum flexuosum*	—	—	—	—	—	10	—	—	5	10	5	25	10
17	*S. magellanicum*	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	10	—	—
18	*S. papillosum*	15	30	30	35	80	20	20	45	15	80	75	50	80
19	*S. subfulvum*	80	70	70	60	20	70	80	40	75	5	5	20	5
20	*S. subsecundum*	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
21	*Calliergon stramineum*	—	—	+	5	—	—	—	10	—	+	+	—	—
22	Виды *Hepaticae*	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
	Микрорельеф	к	к	к	к	к	к	к	к	—	г	г	г	г
	Число видов	9	8	10	12	15	16	12	10	12	17	16	11	19

Примечание. Виды, встречающиеся только в одном описании, № 5 — *Carex pauciflora* — 1, № 8 — *Sphagnum jensenii*, 5 %; № 10 — *Chamaedaphne calyculata* — 1; *Juncus stygius* — 1; № 12 — *Pinus sylvestris* — 1; № 13 — *Sphagnum russowii*, 2 %. В таблице и в примечании для сосудистых растений указано обилие в баллах шестибалльной шкалы, для мхов — покрытие, в процентах; к — кочка, г — гряда.

(см. таблицу, № 1—8). Общее покрытие травяно-кустарничкового яруса 30—40 %. Перечисленные выше константные виды часто являются и содоминантами. Следует отметить малую специфичность сообществ с господством *S. subfulvum*.

В приводимую таблицу включено описание (№ 5) с доминированием *S. papillosum*, в котором участие *S. subfulvum* составляет всего около 20 %, однако по своему видовому составу оно ничем не выделяется среди остальных описаний. По наблюдениям Максимова (1982), *S. subfulvum* является евтрофным видом, тогда как оптимум *S. papillosum* — мезоолиготрофные местообитания. В качестве примеси на аапа болоте онежско-печорского типа, как и в Карелии, он был собран неоднократно на грядах в сообществах ассоциации Betula nana—Carex lasiocarpa—Sphagnum papillosum. Примечательно, что и в этом случае не обнаруживается разницы в видовом составе сообщества с господством *S. subfulvum* (см. таблицу, № 9) и *S. papillosum* (№ 10—13). В ходе сукцессии, по-видимому, сообщества с доминированием *S. subfulvum* сменяются фитоценозами с более сильным эдификатором, таким как *S. papillosum*.

ЛИТЕРАТУРА

Максимов А. И. Новые сведения об экологии и распространении *Sphagnum subfulvum* в Карельской АССР. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 104—106.— *Поле Р. Р.* Материалы для познания растительности северной России. I. К флоре мхов северной России.— Тр. Бот. сада Петра Великого. Пгр., 1915, т. 33, вып. 1. 148 с.— *Савич-Любицкая Л. И.* Флора споровых растений СССР. I. Сфагновые (торфяные) мхи. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 252 с. — *Шляков Р. Н., Константинова Н. А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1982. 226 с. — *Юрковская Т. К.* К экологии и географии *Sphagnum subfulvum* Sjörs в Карельской АССР.— Бот. журн., 1963, т. 48, № 12, с. 1837—1838. — *Юрковская Т. К.* О некоторых малоизученных видах сфагновых мхов Карелии.— В кн.: Природа болот и методы их исследования. Л.: Наука, 1967, с. 85—89.— *Björkbäck F., Norling L.* Discriminant analysis of stem- and branchleaf variation in *Sphagnum subfulvum* Sjörs and *S. subnutens* Russow et Warnst. — Lindbergia, 1984, vol. 10, N 3, p. 175—180.— *Isoviita P.* Studies on *Sphagnum* L. II. Synopsis of the distribution in Finland and adjacent of Norway and the USSR. — An. Bot. Fen., 1970, vol. 7, N 2, p. 157—162.— *Sjörs H.*, *Sphagnum subfulvum* n. sp. and its relation to *S. flavicomans* (Card.) Warnst. and *S. plumulosum* Röll. p. p. — Svensk. Bot. Tidskr., 1944, Bd 38, S. 403—427. — *Steere W. C.* The mosses of Arctic Alaska. Vaduz: Cramer, 1978. 508 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1986.

УДК 582.738 Бот. журн., т. 72, № 3

А. Е. Половинко, Г. П. Яковлев

ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CARAGANA* (*FABACEAE*)

A. E. POLOVINKO, G. P. YAKOVLEV. CHEMOTAXONOMIC STUDY OF SOME SPECIES OF THE GENUS *CARAGANA* (*FABACEAE*)

Обсуждаются вопросы систематики видов ряда *Pygmaeae* (sect. *Frutescentes*) рода *Caragana*, произрастающих в СССР.

Проведено хемотаксономическое исследование «пигмейных» видов рода *Caragana* с использованием в качестве маркеров флавоноидных соединений.

Приводятся дендрограммы, наглядно отражающие наиболее тесную связь у оперативных таксономических единиц, имеющих географически близкие места произрастания.

Морфологически виды исследуемого ряда различаются слабо, и их таксономический ранг при анализе массовых материалов вызывает определенные сомнения, поэтому авторы сочли нужным, осуществляя общую ревизию рода, получить дополнительную информацию, использовав хемотаксономический

метод. Одновременно мы стремились определить степень «разрешающих» возможностей метода применительно к роду *Caragana* в целом.

Напомним, что, согласно А. И. Поярковой (1966) и Ч. Санчиру (1980), ряд *Pygmaeae* включает 9 видов, а именно *Caragana altaica* (Kom.) Pojark., *C. aurantiaca* Koehne, *C. leucophloea* Pojark., *C. pygmaea* (L.) DC., *C. stenophylla* Pojark., *C. brevifolia* Kom., *C. gobica* Sancz., *C. densa* Kom., *C. versicolor* Benth. В сообщении пойдет речь лишь о первых шести, естественно произрастающих на территории СССР.

Предварительное исследование химического состава надземных частей караган показало довольно значительное содержание флавоноидов (от 1 до 2.5 % в пересчете на воздушно-сухое сырье). Это натолкнуло на мысль использовать особенности флавоноидного состава или, как принято говорить, сходство и различие «флавоноидных профилей» для соответствующего анализа таксонов.

Принципиальная возможность подобного подхода общеизвестна, а флавоноиды, по свидетельству одного из крупнейших авторитетов в этой области J. Harborne (1977; Harborne, Mabry, 1982), являются отличными таксономическими маркерами.

В ходе работы мы воспользовались также одним методическим уточнением, на котором настаивает W. Parker (1976). Оценка сходства и различия осуществлялась путем сравнения флавоноидных профилей, установленных для цветков соответствующих видов.

При такой постановке работы конечные результаты весьма константны, что было подтверждено нами серией соответствующих экспериментов. Использование для сравнения флавоноидного состава всей надземной массы растения оказалось малопригодным. Материал был подобран таким образом, чтобы получить основания для объективных суждений относительно ряда конкретных вопросов.

Для выявления систематической значимости признаков в число опе-

«Флавоноидные профили» цветков изученных ОТЕ рода *Caragana*

№ ОТЕ	Индекс пятна															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
I	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	–	–	–	–	–
II	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	–	–	–	–	–
III	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	–	–	–	–	
IV	+	+	+	+	+	+	+	–		–	–	–	–	–	–	–
V	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
VI	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	
VII	+	+	+	+	+	+	+	–	–	+	+	–	–	–	–	–
VIII	+	+	+	+	+	+	–	–	+				–	–	–	–
IX	+	+	+	+	+	+	+	–		+	–	–	–	–		+
X	+	+	–	+	+	+	+	–		+	–	+	–	–		+
XI		+		–	+				–			–	–	+	–	–
XII	+	+	–	+	+	+						–	–	–	–	
XIII		+	+	–	+	+		–	–					–	+	+

№ ОТЕ	Индекс пятна														
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
I	–	–				–									
II	–	–			–	–									
III	–	–										–	–		
IV	–														
V	–														
VI															
VII															
VIII	+	–	+	–	+	+			–	–					
IX			+		+	–	+								
X			+		+	–	–	+							
XI	–				–										
XII				+											
XIII		–									–			–	–

Примечание. Знак «плюс» — пятна флавоноидов, видимые в УФ свете; тире — пятна флавоноидов, видимые в УФ свете после обработки хроматограмм 5 %-ным спиртовым раствором хлористого алюминия («следы»).

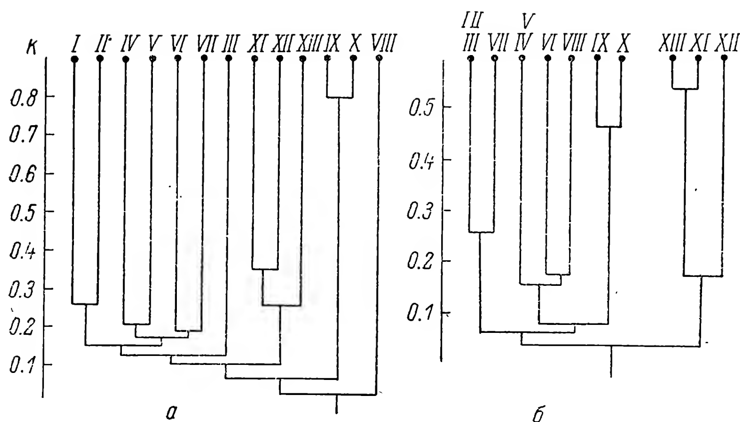


Рис. 1. Дендрограммы сходства и различия 13 ОТЕ рода *Caragana*.

а — построен с учетом «следов», *б* — без учета «следов».

ративных таксономических единиц (ОТЕ) были включены два вида, заведомо далекие от караган ряда *Pygmaeae* (*C. acanthophylla* Kom. и *C. spinosa* (L.) DC.). Согласно мнению Н. В. Горбуновой (1984), оба они относятся к секции *Tragacanthoides* (Pojark.) Sancz.

Влияние географической изменчивости на характер флавоноидного профиля уточнено путем анализа нескольких образцов широко распространенного вида *C. pygmaea*, собранных в разных пунктах. Степень корреляции качественного состава флавоноидов с некоторыми морфологическими признаками, которым придается определенное значение на уровне вида (опушенность завязи, красноватая окраска венчика желтоцветковых видов), выяснена путем анализа образцов, собранных в пределах одной популяции.

Материал был собран во время экспедиционных поездок 1982—1983 гг. в Среднюю Азию, Казахстан, Забайкалье и Алтай.

Заготовленные образцы высушивали с помощью солнечной сушки. Каждый образец исследовали как самостоятельную оперативную таксономическую единицу.

Места сбора образцов, послуживших для анализа в качестве ОТЕ, приведены ниже. Нумерация ОТЕ в перечне соответствует их нумерациям в таблице и на рис. 1 и 2.

1. *Caragana pygmaea* (Бурятская АССР, берег Гусиного озера, цветки желтые).
2. *C. pygmaea* (там же, цветки красноватые).
3. *C. pygmaea* (Бурятская АССР, окр. г. Улан-Удэ).
4. *C. pygmaea* (Красноярский край: берег. оз. Иткуль, завязь голая).
5. *C. pygmaea* (там же, завязь опушенная).
6. *C. pygmaea* (Горно-Алтайская А. О., близ пос. Иня).
7. *C. stenophylla* (Читинская обл., окр. ст. Соловьевск)
8. *C. altaica* (Горно-Алтайская А. О., склоны гор около с. Шебалино).
9. *C. leucophloea* (Киргизская ССР, вдоль южной дороги от г. Рыбачье на г. Пржевальск).
10. *C. pumila* (Казахская ССР, склоны сопок близ ст. Жангиз-Тобе).
11. *C. aurantiaca* (Киргизская ССР, Суусамырская долина).
12. *C. spinosa* (Бурятская АССР, окр. г. Гусиноозерска).
13. *C. acanthophylla* (Казахская ССР, левый берег р. Или).

Анализ проводили путем сравнения флавоноидных профилей, выявленных методом двумерной бумажной хроматографии. Для этого 50 мкл спиртового экстракта каждого образца наносили на хроматограмму (бумага FN-3, размер 35×35 см) и хроматографировали, используя системы растворителей: н.-бутанол—уксусная кислота—вода (4 : 1 : 5) и 15 %-ную уксусную кислоту. Обнаружение флавоноидов проводили в УФ свете до и после обработки хроматограмм

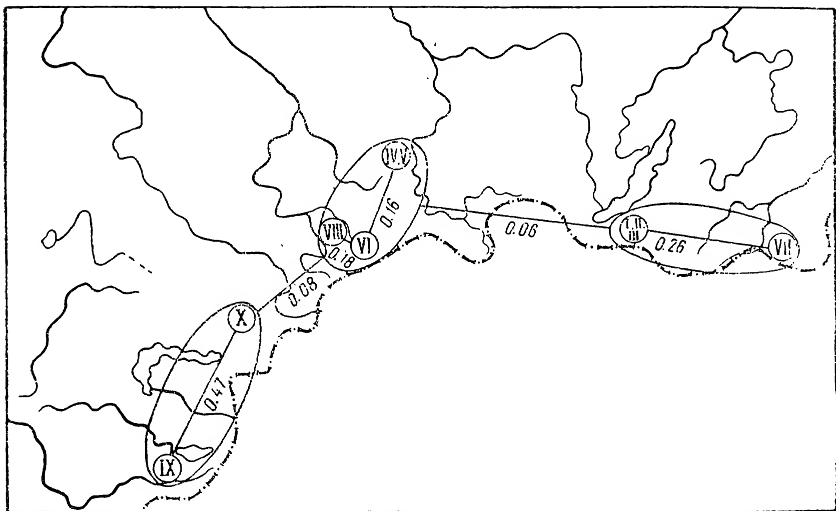


Рис. 2. Места сбора ОТЕ и коэффициенты корреляции между ними.

Цифры в кружках обозначают номера ОТЕ (см. в тексте); *прочие цифры* — коэффициенты корреляции (*К*); *линии*, связывающие отдельные ОТЕ и их группы, немасштабны.

5 %-ным спиртовым раствором хлористого алюминия. Идентичность отдельных «пятен» определяли с помощью системы качественных реакций, предложенной В. А. Бандюковой (1965), по их хроматографическому поведению и путем наложения хроматограмм.

Результаты обобщены в таблице.

Полученные данные обработаны с помощью метода таксономического анализа Е. С. Смирнова (1960), который, согласно утверждениям специалистов (Шмидт, 1984), вполне приемлем для решения поставленных задач.

Анализ выполнен в двух вариантах, первом — с учетом веществ, находящихся в «минорных» количествах («следах») и втором — без учета последних.

По результатам анализов, осуществленных с помощью ЭВМ СМ-4 с использованием алгоритма «максимального корреляционного пути» (Выханду, 1964), были построены 2 дендрограммы, представленные на рис. 1. Одна из них построена с учетом полного набора признаков, включая так называемые «следы» (*а*), другая — без их учета (*б*).

Дендрограмма, построенная с учетом «следов» (рис. 1, *а*), находится в резком противоречии с вероятной взаимосвязью таксонов, не дает достоверного расчленения их на группы и исключена из дальнейшего рассмотрения. Вторая дендрограмма позволяет расчленить исследованные ОТЕ по степени сходства на несколько групп.

Столь существенные различия между особенностями дендрограмм определяются, очевидно, таксономической неравноценностью признаков. Вещества, находящиеся в минорных количествах, представляют достаточно случайный набор признаков, что отражается на характере дендрограммы. Иными словами, привлечение признаков из разряда «следов» способно лишь исказить истинные взаимоотношения между ОТЕ; в массе второстепенных деталей «тонут» признаки, действительно отражающие филогенетические отношения.

При анализе второй дендрограммы в первую группу «уходят» ОТЕ № 11—13, во вторую — все прочие (коэффициент корреляции *К* минимальный — 0.03).

Таким образом, в первую группу попали ОТЕ, представляющие виды другой секции, удаленные по систематическому положению от караган ряда *Pygmaeae*, а также весьма резко морфологически отличающийся от караган данного ряда вид *Caragana aurantiaca*.

Вторая группа (ОТЕ № 1—10), напротив, объединяет собственно «пигмейные», слабо различающиеся морфологически виды.

Иначе говоря, сходство и различие флавоноидных профилей в роде *Caragana* весьма показательно прежде всего на уровнях секций или более или менее изолированных видов.

Группа ОТЕ № 1—10 в свою очередь распадается на несколько групп следующих порядков. Это — ОТЕ № 1—3, 7 и ОТЕ № 4—6, 8—10 (K=0.06).

Далее ОТЕ № 4—6, 8 и ОТЕ № 9, 10 (K=0.08). ОТЕ № 1—3 имеют идентичные флавоноидные профили и общий коэффициент корреляции (K=0.26) с ОТЕ № 7. Аналогичная картина у ОТЕ № 4 и 5, имеющих коэффициент корреляции, равный 0.16 с ОТЕ № 6 и 8.

Выявленная картина позволяет сделать ряд обобщений, сводящихся к следующему. В близких и морфологически малоразличающихся таксонах ряда *Pygmaeae* решающее значение в сходстве или различии флавоноидного состава играет не систематический, а географический фактор. Чем географически ближе между собой места сбора ОТЕ, тем в среднем ближе их флавоноидные профили. Это наглядно продемонстрировано на рис. 2.

В пределах одной популяции химический состав варьирует незначительно, и такие морфологические особенности, как гетерохромия венчика и опушенность/неопушенность завязи, с флавоноидным составом не коррелируют.

Полученные результаты позволяют думать, что большинство отечественных караган ряда *Pygmaeae*, а именно *Caragana altaica*, *C. leucophloea*, *C. pumila*, *C. pygmaea*, *C. stenophylla*, представляют один вид, состоящий из нескольких близких рас, сравнительно мало различающихся между собой по качественному составу флавоноидов. Исключение составляет *C. aurantiaca*, существенно отличающаяся от прочих изученных караган химически, что является дополнительным свидетельством систематической самостоятельности этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

Бандюкова В. А. Применение цветных реакций для обнаружения флавоноидов путем хроматографии на бумаге. — Раст. ресурсы, 1965, т. 1, № 4, с. 591—597. — *Выханду Л. К.* Об исследовании многопризнаковых биологических систем. — В кн.: Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964, вып. 3, с. 19—22. — *Горбунова Н. В.* К систематике рода *Caragana* Lam. (*Fabaceae*). — Нов. сист. высш. раст., 1984, т. 21, с. 92—101. — *Пояркова А. И.* Новые таксоны флоры СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1966, с. 266—271. — *Санчир Ч.* Обзор видов рода *Caragana* Lam. — Тр. Ин-та бот. АН МНР, 1980, вып. 4, с. 106—123. — *Смирнов Е. С.* Таксономический анализ рода. — Журн. общ. биол., 1960, с. 21, № 2, с. 89—103. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 286 с. — *Harborne J. B.* Flavonoids and the evolution of the angiosperms. — Biochem. Syst. Ecol., 1977, vol. 5, N 1, p. 7—22. — *Harborne J. B., Mabry T. J.* The flavonoids: Advances in research. London : New York, 1982. 744 p. — *Parker W. H.* Comparison of numerical taxonomic methods used to estimate flavonoid similarites in the *Limnanthaceae*. — Brittonia, 1976, vol. 28, № 4, p. 390—399.

Ленинградский химико-фармацевтический институт.

Получено 26 I 1986.

УДК 581.162.4 : 582.5/9 Бот. журн., т. 72, № 3

Г. Б. Салахова

ДВИЖЕНИЕ СПЕРМИЕВ И ВЕГЕТАТИВНОГО ЯДРА В ПЫЛЬЦЕВОЙ ТРУБКЕ *RUMEX CONFERTUS* (*POLYGONACEAE*)

G. B. SALAKHOVA. THE MOVEMENT OF SPERMS AND VEGETATIVE NUCLEUS IN THE POLLEN TUBE OF *RUMEX CONFERTUS* (*POLYGONACEAE*)

У щавеля конского из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку первым может выходить любой из элементов (вегетативное ядро или спермии). Если даже вегетативное ядро выходит в пыльцевую трубку после спермиев, то впоследствии оно обгоняет спермии и идет впереди них. Спермии и вегетативное ядро в пыльцевой трубке имеют различную форму. В пыльцевой трубке образуются каллозные пробки. Вегетативное ядро функционирует очень долго, оно вместе со спермиями входит в зародышевый мешок.

Способ передвижения спермиев в пыльцевой трубке у покрытосеменных растений давно интересует многих ботаников, но окончательно он не выяснен. По этому вопросу существуют разные гипотезы.

Одни исследователи утверждают, что спермии движутся активно (С. Г. Навашин, 1909; Кострюкова, Чернояров, 1938; Кострюкова, 1951, 1968). А. А. Чеботарь (1972) наблюдал движение спермиев навстречу току протоплазмы, отметил многочисленные заходы спермиев в пыльцевое зерно и их обратный выход в пыльцевую трубку и пришел к выводу, что спермии движутся независимо от перемещения токов цитоплазмы. Н. Н. Полунина и А. И. Свешников (1959), применив микрокиносъемку для изучения движения генеративной клетки и спермиев в пыльцевой трубке, наблюдали независимое движение генеративной клетки от токов цитоплазмы и пришли к выводу об активности ее перемещения.

Другие исследователи, наоборот, утверждают, что спермии движутся пассивно — током цитоплазмы. Так, М. С. Навашин с соавторами (1959, 1963), применив микрокиносъемку для изучения этого процесса, пришли к выводу, что движение спермиев в пыльцевой трубке пассивно. По мнению М. С. Навашина (1968), изменение формы спермиев происходит только под действием механических сил движущейся протоплазмы.

Третья группа исследователей полагает, что генеративная клетка и спермии передвигаются активно, но частично и за счет тока цитоплазмы. Например, K. Steffen (1953) считает, что генеративная клетка и спермии обладают самостоятельными амебоидными движениями, но отчасти их передвижение носит и пассивный характер. А. И. Литвак (1966) полагает, что генеративная клетка и спермии в пыльцевом зерне и при выходе из него передвигаются пассивно, а в пыльцевой трубке — активно.

Весьма интересные предположения о движении в пыльцевой трубке вегетативного ядра, генеративной клетки и спермиев были высказаны С. Н. Коробовой (1977, 1979). Автор пишет, что движение генеративной клетки и спермиев в пыльцевой трубке сходно с движением в ней вегетативного ядра и вызывается оно аналогичными причинами. По мнению Коробовой, движение вегетативного ядра в пыльцевой трубке обусловливается общими клеточными закономерностями, от которых зависят и локализация ядра, и его перемещение в любых клетках в процессе их онтогенеза. Ядро в пыльцевом зерне и в пыльцевой трубке, как и в любой клетке, располагается там, где уравновешиваются все воздействия на него остальных частей клетки, т. е. в том месте, которое Е. Н. Герасимова-Навашина (1954) обозначала как «динамический центр». В пыльцевой трубке спермии и генеративная клетка также локализуются в динамическом центре, как и ее вегетативное ядро. При росте пыльцевой трубки преобразуются ее объем, форма, физиологическое состояние и как следствие этого динамический центр все время изменяет свое местоположение, соответственно меняется локализация спермиев и вегетативного ядра.

Коробова придает большое значение каллозным пробкам в локализации спермиев и генеративной клетки у верхушки пыльцевой трубки. Образование

каллозных пробок, полагает она, связано с чередованием периодов роста и покоя пыльцевой трубки; во время периода покоя происходит отсечение верхушки пыльцевой трубки очередной пробкой, после чего спермии и вегетативное ядро перемещаются в новое место. Согласно Коробовой, регулярное формирование каллозных пробок может обеспечить последовательное перемещение спермиев и вегетативного ядра всегда только в сторону растущей верхушки пыльцевой трубки и локализации их на определенном расстоянии от ее кончика. По-видимому, для выяснения механизма движения спермиев необходимы новые комплексные исследования. В последнее время в печати появились работы, в которых авторы пытаются решить этот вопрос на молекулярном уровне. В статье Коробовой (1979) подробно проанализированы эти работы и высказано предположение, что механизм движения спермиев и вегетативного ядра связан с деятельностью Ф-актинсодержащих сократительных элементов цитоплазмы пыльцевой трубки, эти же элементы в цитоплазме самих спермиев, по-видимому, обеспечивают изменение формы и объема последних.

Полученный нами материал согласуется с предположением Коробовой и может сыграть свою роль в формировании истинных представлений о способах движения спермиев. Трехклеточная пыльца щавеля конского, попав на рыльце, прорастает, образуя пыльцевую трубку путем разбухания и выпячивания интины из поры и перетекания в нее содержимого пыльцевого зерна.

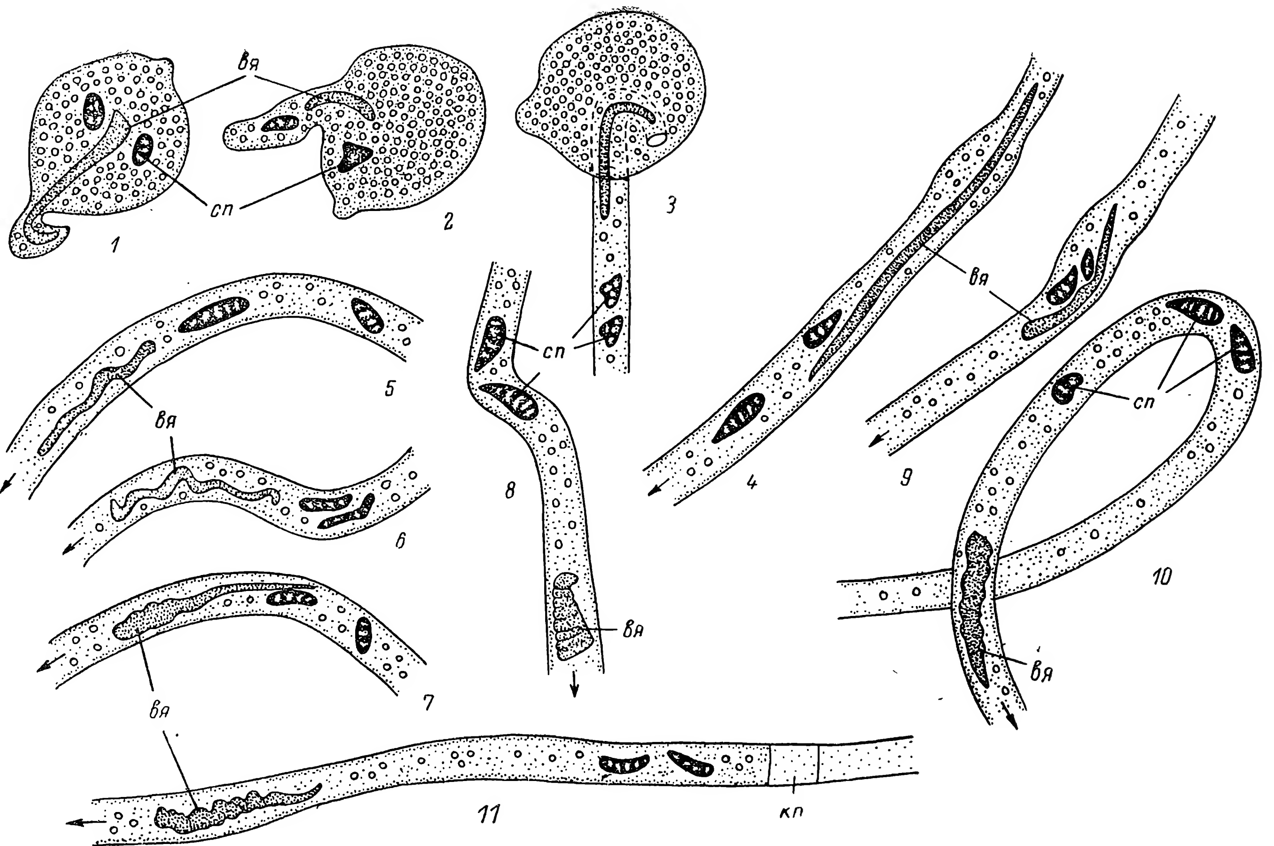
При прорастании пыльцевой трубки, как известно, имеет место активное движение ее протоплазмы, причем у верхушки пыльцевой трубки оно гораздо интенсивнее, чем у основания. Это, очевидно, связано с тем, что пыльцевая трубка растет не по всей длине, а лишь кончиком, который отличается от остальной ее части и физиологически является наиболее активным (Поддубная-Арнольди, 1976).

В литературе имеются различные данные, касающиеся очередности выхода из пыльцевого зерна вегетативного ядра и спермиев. У чистяка (Руденко, 1961), например, первым выходит в пыльцевую трубку вегетативное ядро, а вслед за ним — генеративная клетка. У некоторых злаков, наоборот, спермии первыми выходят в пыльцевую трубку и лишь вслед за ними туда же перемещается вегетативное ядро (Коробова, 1962; Korobova, 1974; Чеботарь, 1972). В вышеперечисленных случаях указанный порядок следования сохраняется и при передвижении их в пыльцевой трубке. Согласно В. А. Поддубной-Арнольди (1976), вегетативное ядро у различных растений может идти впереди, позади и между спермиями или сбоку от них. В литературе данных по этому вопросу мало, но они свидетельствуют о том, что очередность выхода спермиев и вегетативного ядра из пыльцевого зерна и порядок их передвижения в пыльцевой трубке имеют таксономическое значение. Мы исследовали эти процессы у щавеля конского как в естественных условиях на рыльце и столбике пестика, так и в искусственных — при прорастании пыльцевого зерна на искусственной среде.

Прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок на рыльце пестика щавеля конского, выход спермиев и вегетативного ядра из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку и их движение в пыльцевой трубке наблюдались нами неоднократно. Оказалось, что для щавеля конского не характерна строго зафиксированная очередность выхода в пыльцевую трубку спермиев и вегетативного ядра. Чаще всего из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку первым выходит вегетативное ядро. Спермии в это время расположены около него (см. рисунок, *1*). На рисунке хорошо видно, каким путем совершается перетекание вегетативного ядра из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку.

В других случаях, как показано на рисунке (*2*), в пыльцевую трубку первым выходит один из спермиев, за ним вегетативное ядро, а второй спермий еще может находиться в пыльцевом зерне. Возможен и третий вариант (см. рисунок, *3*)— вначале выход обоих спермиев в пыльцевую трубку, а после них вегетативного ядра.

При проращивании пыльцевых зерен щавеля конского на 10 %-ном растворе сахарозы in vitro мы получили более полную картину движения спермиев и вегетативного ядра в пыльцевой трубке. Проросшие пыльцевые зерна окрашивали ацетокармином. Как оказалось, и на искусственной среде из пыльцевого



Прорастание пыльцы *Rumex confertus*, выход спермиев и вегетативного ядра в пыльцевую трубку и их движение в ней.

сп — спермии, *вя* — вегетативное ядро, *кп* — каллозная пробка.

зерна в пыльцевую трубку может выходить первым любой из ее элементов (вегетативное ядро или спермии). Возможно, это зависит от близости расположения того или иного элемента к месту прорастания пыльцевой трубки.

Мы наблюдали разные формы вегетативного ядра в пыльцевой трубке — оно может быть удлиненным или укороченным, иметь спиральную или улиткообразную форму (см. рисунок, *4—11*). Вегетативное ядро у щавеля конского в пыльцевой трубке, как правило, идет впереди спермиев. Если даже из пыльцевого зерна оно выйдет в пыльцевую трубку после спермиев, то затем обгоняет спермии и движется впереди них. Если мы наблюдаем вегетативное ядро, расположенное рядом или сбоку от спермиев, это, по нашему мнению, отражает лишь момент обгона спермиев вегетативным ядром (см. рисунок, *9*).

Трехклеточная пыльца заполнена крахмальными зернами, при прорастании они перемещаются вместе с цитоплазмой в пыльцевую трубку. На искусственной среде, как и в естественных условиях, спермии в пыльцевой трубке могут приобретать разные формы (см. рисунок, *3—11*). На рисунке (*6*) показан участок пыльцевой трубки, где впереди спермиев находится вегетативное ядро, а спермии расположены рядом; один из них более деспирализованный. На рисунке (*8*) хорошо видны спермии, расположенные острыми концами друг против друга.

Мы также наблюдали образование каллозных пробок в пыльцевой трубке (см. рисунок, *11*). Они появляются, когда пыльцевая трубка сильно вырастает и каллозная пробка как бы отсекает интенсивно растущую верхушку пыльцевой трубки от ее остальной части. Число пробок увеличивается с удлинением пыльцевой трубки.

В настоящее время, особенно в связи с исследованием на ультраструктурном уровне, эмбриологи пришли к выводу, что спермии покрытосеменных растений представляют собой полноценные клетки, обладающие не только ядром, но и цитоплазмой. С помощью электронного микроскопа была обнаружена цитоплазма у спермиев тех растений, у которых с помощью светового микроскопа ее обнаружить не удавалось, например у кукурузы (Чеботарь, 1972). Нам не удалось обнаружить цитоплазму у спермиев, находящихся в пыльцевой трубке. По-видимому, количество цитоплазмы так мало, что ее нельзя увидеть с помощью светового микроскопа.

Интересен также факт, что в пыльцевой трубке мы неоднократно встречали три спермия, причем два из них одинакового размера, а третий меньше двух других (см. рисунок, *10*). Причина возникновения третьего спермия пока не выяснена.

Вегетативное ядро в пыльцевой трубке щавеля конского функционирует очень долго. Оно вместе со спермиями входит в зародышевый мешок.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. Двойное оплодотворение покрытосеменных, его природа и происхождение: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1954. 38 с. — *Коробова С. Н.* К эмбриологии кукурузы. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 7, 1962, вып. 5, с. 294—314. — *Коробова С. Н.* Движение спермиев в пыльцевой трубке покрытосеменных растений. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 11, с. 1585—1598. — *Коробова С. Н.* Движение спермиев покрытосеменных растений в пыльцевой трубке и в зародышевом мешке. — В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных. Л.: Наука, 1979, с. 5—19. — *Кострюкова К. Ю.* К вопросу о разнокачественности спермиев клеток, происходящих из одной пыльцевой трубки. — Укр. бот. журн., 1951, т. 8, № 3, с. 16—30. — *Кострюкова К. Ю.* Разнокачественность спермиев в двойном оплодотворении. — Матер. Всес. симп. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1968, с. 107—111. — *Кострюкова К. Ю.*, *Чернояров М. В.* Спостереження над проростанием пилку *Clivia miniata* Hort. — В кн.: Памяти акад. О. В. Фомина. Киев: Изд-во АН УССР, 1938, с. 35—40. — *Литвак А. И.* О развитии мужского гаметофита некоторых покрытосеменных растений по данным микросъемки и люминесцентной микроскопии: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Саратов, 1966. 25 с. — *Навашин М. С.* Пыльцевая трубка покрытосеменных растений как полярнодифференцированная система. — Матер. Всес. симп. по эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1968, с. 141—146. — *Навашин М. С.*, *Макушенко Л. И.*, *Болховских З. В.* Морфофизиологическое исследование пыльцевой трубки. — Тез. координац. совещ. по проблеме «Узловые вопросы цитологии». Л.: Наука, 1959, с. 101—103. — *Навашин М. С.*, *Макушенко Л. И.*, *Болховских З. В.* Новые наблюдения над живыми пыльцевыми трубками. — Тез. IV совещ. эмбриологов. Л.: Наука, 1963, с. 30—31. — *Навашин С. Г.* О самостоятельной подвижности мужских половых ядер у некоторых покрытосеменных растений. — Зап. Киев. об-ва естествоисп., 1909, т. 20, вып. 4, с. 1—16. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976.

508 с. — *Полунина Н. Н., Свешников А. И.* Микрокиносъемка при изучении пыльцы и пыльцевых трубок некоторых амариллисовых. — ДАН СССР, 1959, т. 127, № 1, с. 217—219. — *Руденко Ф. Е.* Цитологическое исследование мужских гамет у представителей семейства лютиковых. — Бюл. Главн. бот. сада. М.: Изд-во АН СССР, 1961, вып. 42, с. 57—66. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 384 с. — *Korobova S. N.* On the behaviour of sperms in the process of fertilization of higher plants. — In: Fertilization in Higher Plants. Amsterdam Netherland, 1974, p. 261—270. — *Steffen K.* Zytologische Untersuchungen an Pollenkorn und Pollenschlauch. — Flora, 1953, Bd 140, Hf 1, S. 140—174.

Казанский государственный университет. Получено 4 III 1986.

УДК 583.8 : 582 (575.3) Бот. журн., т. 72, № 3

С. С. Ахунова, Э. С. Терёхин

ФОРМИРОВАНИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ *CRATAEGUS HISSARICA* (*ROSACEAE*)

S. S. AKHUNOVA, E. S. TERYOKHIN. THE FORMATION AND STRUCTURE OF SEED COAT IN *CRATAEGUS HISSARICA (ROSACEAE)*

Прослежено происхождение структур семенной кожуры у *Crataegus hissarica*, которая в зрелом семени состоит из нескольких клеточных и гомогенных слоев. Выделены 5 этапов ее развития. Изучено строение семенной кожуры ряда других представителей рода *Crataegus* флоры Таджикистана. Выявлены мультифункциональность семенной кожуры боярышника и ее биологическое значение.

В отличие от многих плодов типа костянки, кожура зрелых семян которых часто редуцирована до бесструктурной пленки (Netolitzky, 1926; Corner, 1976; Петрова, 1985; Терёхин, 1985, и др.), семенная кожура у *C. hissarica* и других изученных представителей рода *Crataegus* состоит из нескольких дифференцированных клеточных и гомогенных слоев.

Данные разных авторов о строении и развитии семенной кожуры и семени в целом у представителей рода *Crataegus* (Pechoutre, 1902; Munijamma, Phipps, 1979; Pelc, Ptak, 1981; Федорончук, 1984) не содержат сведений о последовательных этапах развития семенной кожуры, по которым можно было бы достаточно проследить ход ее формирования. Результаты настоящего исследования существенно расходятся с описанием строения сформированной семенной кожуры боярышника, имеющемся в работе F. Pechoutre.

Материал для исследования был собран в 1984—1985 гг. в дендрарии ботанического сада АН Таджикской ССР. Для фиксации использовали смесь ФУС (FAA). Обработку материала проводили по общепринятой методике. Поперечные и продольные срезы завязи и плодов, а также выделенных из плодов семян и частей плода, толщиной 8—12 мкм окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-4.

Завязь у *C. hissarica* состоит из 5 плодолистиков, что является характерной особенностью этого вида. В полости каждого плодолистика закладываются 2 семязачатка, расположенных друг над другом. Один из них обычно дегенерирует на ранних стадиях развития. В некоторых полостях, видимо из-за отсутствия оплодотворения, дегенерируют оба семязачатка, и поэтому в зрелых плодах *C. hissarica* 2—3 косточки из пяти, как правило, не содержат семян.

Сформированные семязачатки, которые изучались до и после оплодотворения, анатропные, по положению в завязи апотропные, с двумя интегументами и массивным нуцеллусом (рис. 1). Зародышевый мешок в этот период занимает центральную часть нуцеллуса и отделен от его вершины 4—5-слойным нуцеллярным колпачком. У семязачатка различим короткий фуникулус. Микропиле образовано внутренним интегументом. Над микропиле располагается фуникулярный обтуратор, плотно прилегающий к вершине семязачатка. В халазальной области семязачатка выделяется дисковидная группа округлых и овальных клеток гипостазы, которая заметно отличается от окружающей ткани. По се-

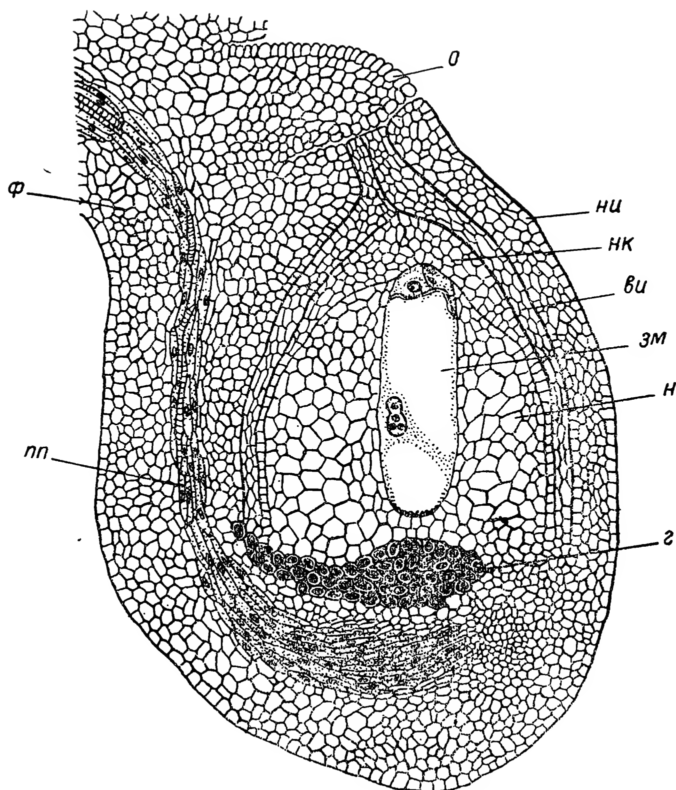


Рис. 1. Строение сформированного семязачатка *Crataegus hissarica*.

ни — наружный интегумент, *ви* — внутренний интегумент, *н* — нуцеллус, *нк* — нуцеллярный колпачок, *зм* — зародышевый мешок, *г* — гипостаза, *пп* — проводящий пучок, *ф* — фуникулус, *о* — обтуратор.

менному шву проходит проводящий пучок. В области халазы, под гипостазой, он расширяется и заканчивается.

Наружный интегумент в средней части семязачатка на стороне, противоположной семяшву, состоит из 4—6, а внутренний — из 3—4 слоев. В районе микропиле интегументы становятся более многослойными (рис. 1; 2, *А*). Наружный интегумент сформированного семязачатка дифференцирован на 4 типа тканей: наружную эпидерму, состоящую из клеток с крупными ядрами и густой цитоплазмой; субэпидерму — из округло-угловатых клеток с утолщенными оболочками, небольшими ядрами и крупными центральными вакуолями; паренхиму — из 2—3 слоев округло-полигональных клеток со слабо извилистыми стенками, несколько тангенциально вытянутых, с крупными ядрами и густой цитоплазмой; внутреннюю эпидерму — из клеток с крупными ядрами, густой цитоплазмой и небольшими вакуолями.

Во внутреннем интегументе сформированного семязачатка можно различить 3 типа тканей: наружную эпидерму — из клеток, сходных по своему строению с клетками внутренней эпидермы наружного интегумента; паренхиму — из 1—2 слоев немного тангенциально вытянутых клеток с крупными ядрами и густой цитоплазмой; слой внутренней эпидермы из изодиаметрических угловатых клеток с густой цитоплазмой и также крупными ядрами.

К внутреннему интегументу примыкают клетки эпидермы нуцеллуса, имеющие преимущественно тетрагональную форму, с крупными ядрами и густой цитоплазмой. Более крупные округло-угловатые клетки паренхимы нуцеллуса содержат сильно вакуолизированную цитоплазму. Запасные вещества интегументов и нуцеллуса представлены глобулами белковой природы. Они присутствуют во всех типах тканей обоих интегументов.

В процессе развития семени, через 2 недели после окончания цветения, число клеточных слоев в обоих интегументах остается без изменений (рис. 2, *Б*). Клетки наружной эпидермы наружного интегумента увеличиваются в размерах

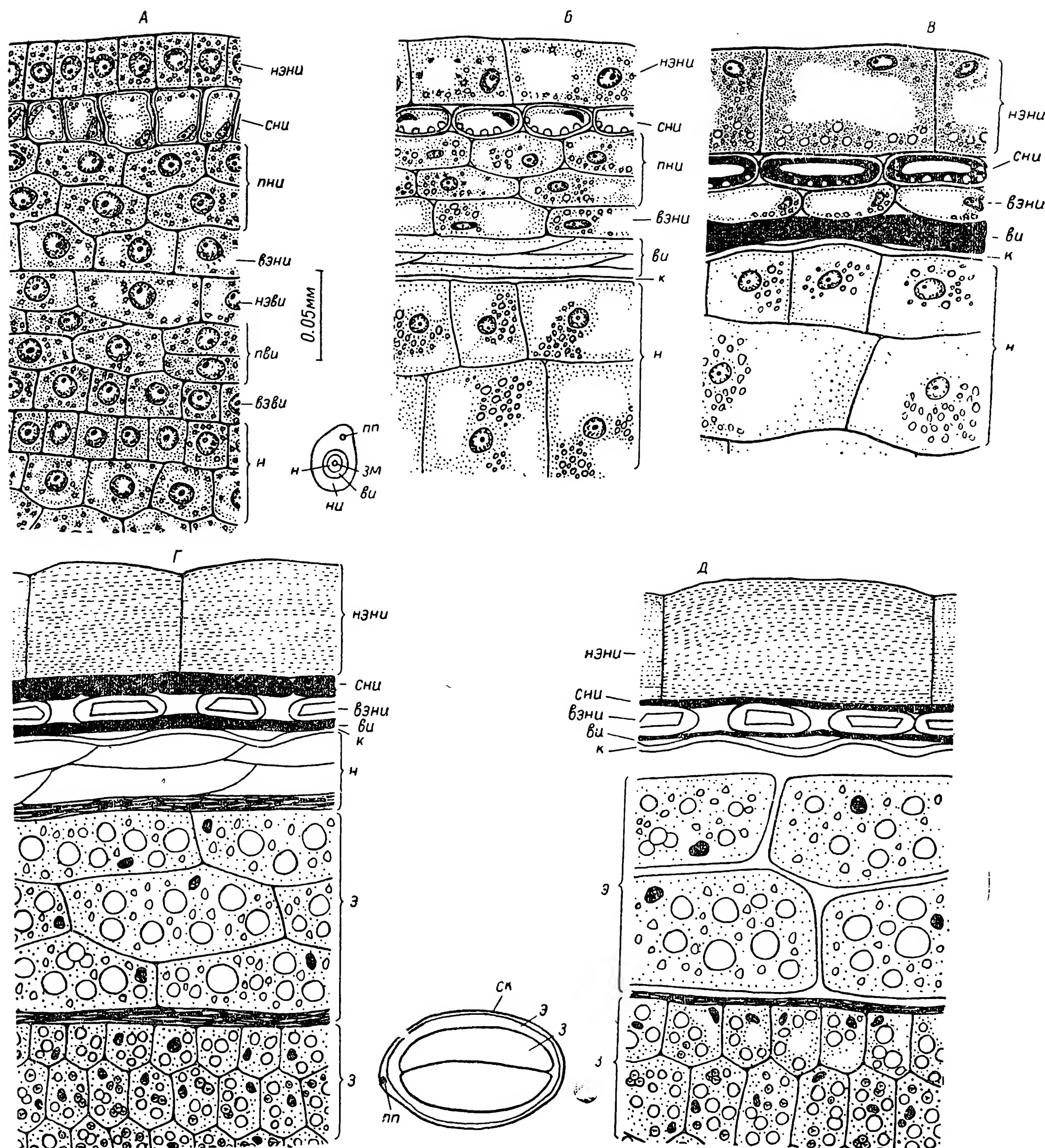


Рис. 2. Последовательные этапы развития семенной кожуры *Crataegus hissarica*

нэни — наружная эпидерма наружного интегумента, *сни* — субэпидерма наружного интегумента, *пни* — паренхима наружного интегумента, *вэни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента, *нэви* — наружная эпидерма внутреннего интегумента, *пви* — паренхима внутреннего интегумента, *вэви* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *к* — кутикула, *ск* — семенная кожура, *э* — эндосперм, *з* — зародыш; остальные обозначения как на рис. 1.

А—Д — фрагменты поперечных срезов семенной кожуры на стороне, противоположной семяшву, на последовательных этапах развития. *А* — на стадии сформированного семязачатка, *Б* — через две недели после цветения, *В* — через 3—4 недели после цветения, *Г* — через 5—6 недель после цветения, *Д* — фрагмент сформированной семенной кожуры; у фрагментов *А* и *Д* внизу справа — схемы поперечного среза семязачатка и семени в его центральной части.

и несколько тангенциально вытягиваются, в них появляются центральные вакуоли. Клетки остальных слоев наружного интегумента округляются, между ними образуются межклетники. В клетках наружной субэпидермы содержимое ядер гомогенизируется, в пристенной цитоплазме образуются крупные белковые глобулы.

Клетки нуцеллуса значительно увеличиваются и также заполняются белковыми глобулами. Между нуцеллусом и внутренним интегументом становится видна кутикула.

В дальнейшем, через 3—4 недели после цветения (рис. 2, *В*) строение покровов продолжает существенно изменяться. Паренхима наружного интегумента

облитерируется и полностью абсорбируется. Наружная эпидерма наружного интегумента представлена крупными клетками, имеющими центральную вакуоль, густую цитоплазму и крупные белковые глобулы. Содержимое клеток субэпидермы гомогенизируется. Внутренняя эпидерма представлена округлыми, несколько уплощенными клетками, соприкасающимися друг с другом лишь небольшими участками их оболочек. Внутренний интегумент выглядит как широкий гомогенный темноокрашенный слой. Кутикула утолщается. Клетки нуцеллуса еще более укрупняются.

Через 5—6 недель после цветения (рис. 2, *Г*) клетки наружной эпидермы наружного интегумента заполняются слоистым слизистым веществом. Субэпидерма состоит из разъединенных овальных клеток, содержащих таннин. В клетках внутренней эпидермы видны крупные кристаллы оксалата кальция. Завершается облитерация нуцеллуса. Под ним располагается развивающийся эндосперм, а глубже — зародыш.

Формирование семени *C. hissarica* заканчивается примерно через 10 недель после завершения цветения. Зрелые семена содержат эндосперм и крупный зародыш. Семенная кожура зрелого семени на поперечном срезе имеет следующее строение (рис. 2, *Д*): крупные слизистые клетки наружной эпидермы наружного интегумента с выпуклыми наружными стенками, через которые, при набухании семени, слизь выходит наружу в виде длинных своеобразной формы тяжей; под эпидермой располагается темный гомогенный слой, производное субэпидермы, образующий вокруг семени танниновую пленку; под ней простирается слой овальных клеток — производных внутренней эпидермы наружного интегумента, с крупными монокристаллами оксалата кальция в виде тетрагональных призм, ромбов и т. д.

В области семяшва, в месте прохождения проводящего пучка, образование таннинов происходит и в клетках паренхимы наружного интегумента, а в халазальной области — в клетках гипостазы. К внутренней эпидерме наружного интегумента примыкает изнутри темная гомогенная танниновая пленка, образованная остатками внутреннего интегумента. В основании семени этот слой смыкается с гипостазой, клетки которой также содержат таннины. Извилистая кутикула отделяет семенную кожуру от эндосперма. Эндосперм состоит из клеток с утолщенными оболочками. Особенно утолщена наружная тангентальная стенка периферического слоя эндосперма. В латеральной области семени эндосперм представлен 15 слоями клеток, число которых уменьшается в направлении ребер семени, где эндосперм состоит всего из 2 слоев. Запасные вещества эндосперма — жиры и белки.

В зрелом семени боярышника Н. М. Федорончук (1984) отметил присутствие перисперма. Согласно нашим наблюдениям, в зрелом семени *C. hissarica* перисперм отсутствует.

Последовательное изучение формирования семенной кожуры у боярышника гиссарского позволяет выделить в этом процессе 5 основных этапов:

I. В сформированном семязачатке наружный интегумент состоит из 4—6 слоев, внутренний — из 3—4 слоев. Интегументы в этот период — высокодифференцированные структуры. Особенно высоко дифференцированной оказывается субэпидерма наружного интегумента.

II. Характеризуется заметным разрастанием клеток наружного интегумента в тангенциальном направлении и заполнением его клеток запасными веществами белковой природы. Начинается облитерация клеток внутреннего интегумента; появляется кутикула, отделяющая эндосперм от внутреннего интегумента.

III. Внутренний интегумент и паренхима наружного интегумента облитерированы. Внутренний интегумент представлен гомогенной танниновой пленкой.

IV. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента заполняются слизью. Клетки наружной субэпидермы обнаруживают признаки облитерации, заполняются таннинами. В клетках внутренней эпидермы наружного интегумента откладываются кристаллы оксалата кальция. Клетки нуцеллуса постепенно облитерируют.

V. Завершается формирование семенной кожуры, которая в зрелом семени состоит из клеток наружной эпидермы, двух танниновых пленок — производ-

ных субэпидермы наружного интегумента и внутреннего интегумента в целом; между танниновыми пленками расположен слой клеток внутренней эпидермы наружного интегумента, содержащих кристаллы оксалата кальция.

Полученные нами данные не совпадают с описанием строения семенной кожуры и происхождения ее структур, приведенными Pechoutre (1902). По его мнению, в семенной кожуре зрелых семян представителей рода *Crataegus* сохраняются клетки наружной эпидермы наружного интегумента, внешняя стенка которых ослизняется, а также 2 слоя клеток паренхимы наружного интегумента и эпидерма нуцеллуса. Результаты нашего исследования не позволяют также согласиться с его мнением о глубокой редукции семенной кожуры боярышника, в связи с переходом ее защитной функции к косточке. Несмотря на относительную немногослойность семенной кожуры у *C. hissarica* и других изученных видов этого рода (*C. altaica*, *C. necopinata*, *C. pamiroalaica*, *C. pontica*, *C. remotilibata*, *C. songarica*, *C. turkestanica*) каждая ее структура выполняет свою определенную функцию: слой слизевых клеток эпидермы выполняет функцию раскрывания семени перед прорастанием, при его набухании; две танниновые пленки имеют защитные функции; слой клеток внутренней эпидермы наружного интегумента, содержащих кристаллы оксалата кальция, служит местом, где откладываются конечные продукты жизнедеятельности окружающих тканей.

Существенную роль слизевых образований (миксоспермии) в биологии семян впервые отметил Grubert (1974). Он показал, что основная функция слизевых клеток эпидермы семенной кожуры — это фиксация семян на субстрате. Выявленная нами функция вскрывания косточек слизевым слоем семенной кожуры им не была указана. По-видимому, сохранение семенной кожурой боярышника некоторых функций вскрывания косточки и защиты семени после его выхода из плода препятствовало ее редукции в процессе эволюции, в сравнении с функциями эндокарпа и семенной кожуры в некоторых других таксонах (Петрова, 1985; Терёхин, 1985).

Авторы приносят благодарность Л. И. Буданцеву, А. А. Коннову, Г. В. Шибакиной и Н. Б. Серафимович за содействие при выполнении настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Петрова Л. Р. *Posidoniaceae*. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985, с. 51. — *Терёхин Э. С.* *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Zannichelliaceae*. — В кн.: Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985, с. 51—57. — *Федорончук Н. М.* Сравнительная характеристика вегетативных и репродуктивных органов видов *Crataegus*. — Тез. докл. на Всес. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, 1984, с. 162—163. — *Corner E. J.* The seeds of dicotyledons. London, 1976, vol. 1. 311 p. — *Grubert M.* Studies on the distribution of mixospermy among seeds and fruits of Angiospermae and its ecological importance. — Acta Biol. Vener., 1974, vol. 8, N 2, p. 315—351. — *Munijamma M.*, *Phipps J. B.* Cytological proof of apomixis in *Crataegus* (*Rosaceae*). — Amer. J. Bot., 1979, vol. 66, N 2, p. 149—155. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. — Handb. Pflanzenanat., Berlin, 1926, Bd. 10. 365 S. — *Pechoutre F.* Contribution à l'étude du development de l'ovule et la graine des Rosacees. — An. Sci. Nat. Bot., 1902, vol. 16. 159 p. — *Pelc S.*, *Ptak K.* Development and structure of hawthorn seeds (*Crataegus* L.) from species occuring in Poland. — Acta Soc. Bot. Pol., 1981, vol. 50, N 3, p. 409—417.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 III 1986.

УДК 581.45 : 582.998 Бот. журн., т. 72, № 3

В. И. Дорджиева

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ РОСТА ЛИСТЬЕВ *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

V. I. DORDZHIYEVA. ON SOME FEATURES OF *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*) LEAF GROWTH

Характер роста растения в целом, листьев, соцветия графически можно изобразить S-образной кривой. По морфологической и анатомической структуре, функциям, периоду и скорости роста, фазе онтогенеза, в которой закладывается лист, у *Helianthus annuus* выделены 7 групп листьев. Скорость роста листьев всех групп по длине побега дает закономерную одновершинную кривую, максимум которой принадлежит центральным листьям средней формации. Число плодов в корзинке определяется в период, когда соцветие находится в зачаточном состоянии, а растение достигает не более четверти своего окончательного размера.

Исследователи давно отмечали характерную особенность изменчивости листьев на побеге (Schleiden, 1851, цит. по: Бекетов, 1858). Об изменении размеров клеток и тканей листьев, расположенных на стебле в акропетальном направлении, впервые сообщил В. Р. Заленский (1904). Ярусное изменение размеров и строения листа в большой степени зависит от фазы онтогенеза растения, на которой заложился листовой зачаток (Василевская, Антонова, 1978). Влияние этапов органогенеза верхушечного соцветия подсолнечника на скорость роста, форму и размеры, а также отмирание листьев различных ярусов отмечено в работе Ф. М. Куперман с соавторами (1961).

Целью нашей работы были изучение продолжительности и скорости роста листьев разных формаций подсолнечника. Исследованные нами растения эректоидной формы (ЭФ), двухкорзиночной формы (ДКФ) и сорта Передовик (СП) переходят в генеративную фазу примерно через 3 недели после развертывания семядолей. Однако различия в скорости роста названных форм и сорта подсолнечника приводят к тому, что растения сильно различаются по высоте и размерам листьев. Это побудило нас изучить динамику роста их вегетативных органов.

Материал и методика

Объектами исследования послужили новые перспективные формы растений подсолнечника с измененной архитектоникой, выведенные во Всесоюзном институте растениеводства (ВИР). Эректоидная форма, характеризующаяся вертикальной ориентацией листьев, дает возможность загустить посев, что позволит увеличить число растений на гектаре. У растений двухкорзиночной формы формируются две совершенно одинаково развитые корзинки. Для сравнения взят сорт стандарт Передовик.

Изучение онтогенеза растений вели на Кубанской опытной станции ВИРа в течение летних сезонов 1977 и 1979 гг. Посев квадратно-гнездовой (70×70). Проростки появились на 7—8-й день после посева. На 10-й день проводили прорывку и оставляли по 2 растения в гнезде, с этого дня вели наблюдения за 15 опытными растениями каждой формы и сорта. Через каждые 5—10 дней в течение вегетации отмечали высоту растений, размеры определенных листьев различных формаций, диаметр корзинки. На основании вычисленных средних данных построены кривые роста этих органов. В ряде работ (Васильев и др., 1973; Савинов и др., 1976, и др.) период роста листа и стебля у разных растений, который графически можно представить S-образной (логистической) кривой, в соответствии с тремя критическими точками (T) разделяется на 3 фазы. В критических точках орган имеет размеры, которые будучи выражены через максимальную длину органа представляют собой константы, равные соответственно 21, 50, 79 % от окончательной длины органа. Первая фаза — от заложения органа до T_1 — фаза увеличения скорости и максимального ускорения роста. Вторая фаза — от T_1, включая T_2, до T_3 — максимальной скорости и уменьшения ускорения. Третья фаза — от T_3 до остановки роста органа. Поскольку

рост органов подсолнечника тоже может быть изображен такой же кривой, мы сочли возможным для удобства описания использовать критические точки T_1 и T_3 на логистической кривой и считать вторую фазу T_1—T_3 фазой максимальной скорости роста. Специальную теоретическую проверку полученных кривых мы не производили.

Для характеристики листьев разных групп наряду с морфологическими и анатомическими признаками учитывали и период их роста. Поскольку трудно установить время заложения конкретного листа в апикальной меристеме побега, продолжительность роста всех изучаемых органов рассматривали в фазе их максимальной скорости роста, т. е. от T_1 до T_3. О средней скорости судили по отношению прироста органа в названной фазе к ее продолжительности.

Формации листьев выделяли по признакам, используемым Куперман с соавторами (1961), но с некоторыми поправками. По ряду морфологических признаков для подсолнечника эти авторы выделяют следующие группы листьев: 1) семядольные; 2) первые 2-зародышевые; 3) с 3 по 11 — листья нижней формации; 4) с 12 по 20 — средней формации; 5) с 21 по 27 — верхней формации. Мы же, учитывая, что 8-й лист на побеге (отсчет ведется от семядольных листьев в акропетальном порядке) по размерам уже близок к листьям средней формации, однако имеет все еще незначительную скорость роста, предлагаем считать его последним листом нижней формации, а 6—7 листьев, формирующихся непосредственно под соцветием, различающихся незначительными размерами и низкой скоростью роста, считать листьями верхней формации; листья, расположенные между ними с наибольшей листовой пластинкой и с максимальной скоростью роста, — листьями средней формации. Также необходимо выделять, помимо названных, как особые группы листьев: 6) листочки обертки и 7) прицветные листья, заложение которых происходит на генеративном апексе. Сначала эти 7 групп листьев выделили, учитывая только морфологические признаки — размеры и форму листовой пластинки. Затем из каждой предполагаемой группы выбрали по 1—2 листа, у которых установили период и скорость их роста, рассмотрели анатомическое строение на поперечном срезе.

Результаты и обсуждение

На 10-й день после развертывания семядолей наибольшей высоты достигают растения СП, в это время растения ДКФ более чем в 2 раза ниже их, а ЭФ немного превосходят по высоте ДКФ (рис. 1). Менее развитый конус нарастания зародыша ДКФ (Дорджиева, 1979) коррелирует с меньшими размерами будущих листьев и соцветия и с меньшей скоростью их развития по сравнению с такими же органами растений у СП и ЭФ (рис. 2, 3; табл. 1). Окончательные размеры, достигаемые семядолями, положительно коррелируют с их размерами у зародышей. Анатомическое строение закончивших рост семядолей также сходно с их строением у зародыша. Мезофилл семядолей состоит из 4 слоев палисадной и 7—8 губчатой ткани. Как и у зародыша, палисадная ткань, составляя треть общего числа слоев мезофилла, занимает половину толщины семядолей. По данным К. М. Сытника с соавторами (1978), рост семядолей подсолнечника определяется не увеличением числа клеток, а их растяжением.

На 10-й день после развертывания семядолей завершается максимальная фаза роста супротивно расположенных листьев первой пары, заложенных еще в зародыше. Эти листья по своим окончательным размерам раза в 4 мельче листьев средней формации; однако очень низкая скорость их роста приводит к тому, что по продолжительности роста они ненамного уступают листьям средней формации. Продолжительность роста зародышевых листьев и 10-го листа средней формации (18-го по порядку) в фазе максимальной скорости роста одинакова: равна 7—8 суткам у всех исследуемых растений (рис. 2, табл. 2). Анатомическое строение зародышевых листьев у всех изученных форм растений сходно: два слоя палисадной ткани, занимающей половину общей толщины листовой пластинки, и 6—7 слоев губчатой ткани; у ДКФ этой ткани на 1—2 слоя меньше. Толщина листа колеблется от 233 до 360 мкм. Нет резких различий и в строении черешка. Лишь у СП в средней части черешка несколько меньшее

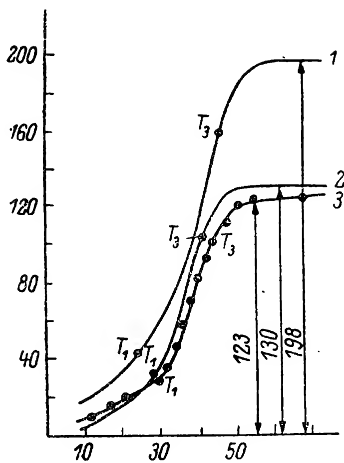


Рис. 1. Рост растений подсолнечника.

1 — СП, 2 — ДКФ, 3 — ЭФ; здесь и на рис. 3 и 4: T_1—T_3 — фаза максимальной скорости роста. *По оси абсцисс* — продолжительность роста, сут; *по оси ординат* — высота растений, см. *Цифры* у стрелок показывают окончательную среднюю высоту растения.

число проводящих пучков, хотя абсолютные размеры, достигаемые листом, больше, чем у изучаемых форм.

По морфологическому строению зародышевые листья резко отличаются от листьев, возникающих выше по стеблю, — они овальные и цельнокрайные.

В это же время — на 10-й день — в фазу максимальной скорости роста вступают две пары супротивно расположенных листьев нижней формации — с 3 по 6. Клетки мезофилла этих листьев теряют меристематичность. Остальные листовые зачатки меристематичны, мезофилл в отличие от вышеописанных листьев пока не дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани.

Таким образом, у всех исследованных 10-дневных ювенильных растений подсолнечника наибольшую ассимиляционную поверхность развивают зародышевые и две пары листьев нижней формации, обеспечивая питание всего растения.

На 21—23 день развития СП и ЭФ увеличиваются в высоту почти в 3 раза по сравнению с 10-дневными, ДКФ — в 4.5 раза (см. рис. 1). Растения находятся в фазе ускорения роста, т. е. не достигли еще первой критической точки. Большая абсолютная скорость роста ДКФ в этот период связана с более ранним переходом их в генеративную фазу по сравнению с другими сортами. К этому времени у СП и ЭФ верхушка побега образует зачаток корзинки, равный 0.2 см в диам. (рис. 3), и на нем закладываются листочки обертки; у ДКФ диаметр зачатка корзинки — 0.43 см, все листочки обертки уже заложились и начинается формирование периферических цветков.

Ювенильная фаза развития побега продолжалась у ДКФ до заложения на апикальной меристеме стебля 30—31-го листьев, у ЭФ — 32—33-го, у СП — 34-го. Ко времени перехода в генеративную фазу СП достигают в высоту лишь 16.5 % и у ЭФ и ДКФ — 14 % своего окончательного размера (рис. 1). У всех изученных растений на 23 день развития 3-й и 4-й листья заканчивают рост, близок к этому и 5-й лист, 6-й и 7-й листья нижней формации находятся в фазе максимальной скорости роста. Все вышеперечисленные листья имеют форму,

ТАБЛИЦА 1

Средняя скорость роста частей растения *Helianthus annuus* во второй фазе, см/сут

Средняя скорость роста	СП	ДКФ	ЭФ
Междоузлия	5.763	5.813	4.766
Соцветия	0.820	0.430	0.620
Семядолей	0.507	0.410	0.370
Зародышевого листа	0.815	0.657	0.711
5-го листа нижней формации	0.820	—	—
8-го листа нижней формации	1.125	0.914	1.047
5-го (13-й по порядку) листа средней формации	2.231	1.03	2.130
10-го (18-й по порядку) листа средней формации	3.21	1.47	2.440
3-го листа, считая от соцветия	0.735	0.515	0.820
Внешнего листочка обертки	0.317	0.281	0.328



Рис. 2. Форма и размер листьев разных групп растений подсолнечника.

а — семядоли, *б* — зародышевые листья, *в* — листья нижней, *г* — средней, *д* — верхней формации, *е* — листочки обертки, *ж* — прицветные листья.

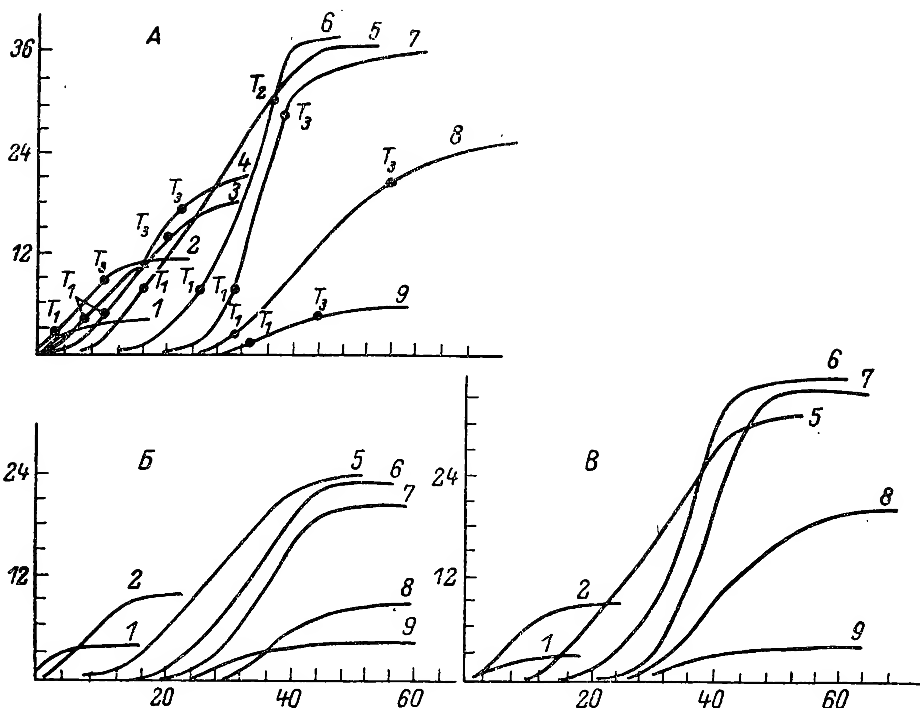


Рис. 3. Рост листьев разных групп.

А — у растений СП, *Б* — ДКФ, *В* — ЭФ: *1* — семядолей, *2* — зародышевого листа, *3* — 3-го, *4* — 5-го, *5* — 8-го листьев нижней, *6* — 13-го и *7* — 18-го (в акропетальном порядке на побеге) листьев средней, *8* — 3-го, считая от соцветия, верхней формации, *9* — внешнего листочка обертки. *По оси ординат* — длина листа, см.

характерную для листьев средней формации, но края листовой пластинки еще очень слабо изрезаны. Окончательные размеры листьев нижней формации невелики, однако продолжительность их роста значительна (рис. 2, 3; табл. 2). Скорость роста постепенно увеличивается по высоте побега и у 8-го листа нижней формации СП она становится в 2 раза выше, чем у семядолей, и в 1.4 раза больше по сравнению с зародышевыми листьями. Скорость роста соответствующих листьев у растений ЭФ несколько ниже, чем у СП. Наименьшая она у листьев нижней формации у растений ДКФ (табл. 1). На 23-й день развития последний лист нижней формации вступает в фазу максимальной скорости роста (рис. 3).

В период, когда в апикальной меристеме закладываются листочки обертки будущей корзинки, наибольшую площадь развивают листья нижней формации, обеспечивающие в это время питание всего растения. Эти листья у разных форм,

ТАБЛИЦА 2

Продолжительность фазы максимальной скорости роста листьев подсолнечника, сут

Сорт и форма растения	Вторая фаза	Зародышевые листья	Порядковый номер листа				Внешний листочек обертки
			8-й	13-й	18-й	3-й от соцветия	
СП	Начало и конец	3—10	17—36	27—38	32—39	35—56	33—44
	Продолжительность	7	19	11	7	20	11
ДКФ	Начало и конец	4—12	20—35	27—40	32—40	34—44	31—38
	Продолжительность	8	15	13	8	10	7
ЭФ	Начало и конец	4—11	20—38	29—39	33—41	34—49	32—40
	Продолжительность	7	18	10	8	15	8

находясь в одной и той же фазе роста и будучи близки по возрасту, достигают, однако, различных абсолютных размеров. Наибольшую площадь развивают листья СП и наименьшую — ДКФ.

По исследованиям Ю. В. Гамалея (1978), снижение фотосинтетической активности начинается еще до завершения роста листа, в то время как структурная зрелость к этому моменту только достигается. Максимальным развитием фотосинтетического аппарата характеризуются лишь зрелые, закончившие рост клетки. Можно предполагать, что в питании растения принимают участие и более молодые листья, особенно те, в которых мезофилл дифференцирован. По нашим наблюдениям, дифференциация мезофилла на палисадную и губчатую ткани зависит не только от размера листа, но и от степени развития, т. е. фазы роста органа, определяемой по логистической кривой. У подсолнечника дифференциация мезофилла происходит, когда лист близок к первой критической точке, т. е. к концу первой фазы роста. У СП этой точки на 21—23-й день, помимо листьев нижней формации, как правило, достигают и 2—3 листа средней формации. Остальные листья находятся в фазе ускорения, мезофилл их не дифференцирован. У самых молодых листьев, не достигших 2—3 см дл., толщина пластинки — 85—95 мкм, клетки мезофилла, составленного четырьмя слоями клеток, ничем не отличается от клеток эпидермы. Далее происходит увеличение размеров всех слоев мезофилла в высоту; он достигает 100, толщина пластинки — 130 мкм. С развитием листа отдельные клетки двух средних слоев начинают интенсивно делиться — возникают инициали будущих проводящих пучков. Толщина закончившего рост листа колеблется от 228 до 396 мкм; мезофилл составлен двумя слоями столбчатой и шестью-семью — губчатой тканей. Следовательно, в момент перехода изучаемых растений в генеративную фазу, кроме зародышевых, лишь 3-й и 4-й листья нижней формации достигают своего окончательного размера; 5-й лист заканчивает фазу максимальной скорости роста. Остальные листья нижней формации находятся в этой фазе. У СП в фазу максимальной скорости роста, кроме листьев нижней формации, вступают и 2—3 листа средней формации. Площадь всех названных выше листьев наибольшая у СП и наименьшая — у ДКФ, это коррелирует с размерами пластинок выше развивающихся листьев и в конечном счете — с числом плодов и их размерами. К концу первого месяца развития растения СП достигают 54.5, ДКФ — 34.2, ЭФ — 30.8 см, что составляет соответственно 27.5, 26 и 25 % их окончательного размера. Несмотря на значительную разницу в абсолютной высоте, все они к концу первого месяца вступают в фазу максимальной скорости роста (рис. 1).

Как отмечено выше, у подсолнечника, достигшего трехнедельного возраста, на конусе нарастания идет заложение листочков обертки. Конус нарастания в начале заложения листочков обертки выпуклый, около 800 мкм в диам., что в 8 раз превосходит конус нарастания зародыша. Через 2—3 дня, когда заложены все листочки обертки, он становится немного вогнутым и увеличивается еще в 4 раза, достигая 3.0—3.5 мм (Василевская, Дорджиева, 1982). К концу первого месяца зачаток корзинки СП достигает 10—15 мм в диам. и целиком дифференцирован на цветковые бугорки, а еще через 2—3 дня этот процесс заканчивается у ЭФ. У растений ДКФ, вступивших в генеративную фазу немного раньше других, заканчивается раньше и заложение цветковых бугорков — на 25—26 день развития (рис. 4). Число будущих плодов определяется именно в эти дни, когда соцветие находится в зачаточном состоянии и достигает в диаметре 10—15 мм у СП и ЭФ, 0.8 мм — у ДКФ, что составляет не более 5—6 % от окончательного размера соцветий.

Итак, через 3 недели после появления всходов у растений подсолнечника завершается ювенильная фаза развития, а еще через неделю на зачаточном соцветии сформированы все цветковые бугорки; таким образом, именно в это время определяется и число будущих плодов. Само же растение едва достигает четверти от окончательной высоты, т. е. только вступает в фазу максимальной скорости роста.

За неделю, прошедшую со дня перехода верхушки побега в генеративную фазу, лишь 5-й и 6-й листья заканчивают период роста, 7-й и 8-й достигают 50 % окончательного размера. У СП, кроме того, и 4 первых листа средней

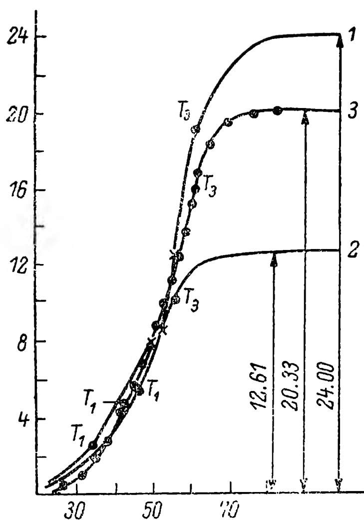


Рис. 4. Рост соцветий.

Крестиками обозначено начало цветения, остальные обозначения, как на рис. 1. *По оси ординат* — диаметр соцветия, см.

формации достигают половины окончательного размера. Первую критическую точку за это время проходят у СП листья с 12-го по 15-й по порядку, у ЭФ — с 9 по 15, у ДКФ — с 9 по 14. У остальных листьев площадь пластинки незначительна, мезофилл не дифференцирован. Разница в размерах листьев у изучаемых форм, отмеченная у более молодых растений, сохраняется.

На число закладывающихся на корзинке цветковых бугорков в основном влияют именно листья нижней формации и 6—7 листьев средней, развивающие к концу первого месяца наибольшую листовую поверхность. Площадь листовой пластинки всех остальных положительно коррелирует лишь с размерами плодов и соцветия.

Ранее (Василевская, Дорджиева, 1980) были установлены существенные отличия листочков обертки от всех других листьев. Они значительно толще за счет развития большого числа слоев мезофилла, в них сильнее развита сеть проводящих пучков и смоляных ходов; с адаксиальной стороны хорошо развита аэренхима. Строение их сходно со строением расширенного основания листьев средней формации. Судя по строению, листочки обертки в период развития бутонов осуществляют фотосинтез, газообмен и защиту цветковых бугорков.

В особую группу следует выделять и прицветные листья. Бо́льшая часть прицветного листа является гомологом основания листа средней формации, и лишь небольшая зеленая пластинка, прикрывающая цветок в фазе бутона, — гомолог редуцированной листовой пластинки (Василевская, Дорджиева, 1982).

Начало цветения — развертывание листочков обертки, раскрывание венчика периферических цветков — наступает, когда растение в целом завершило рост (рис. 1). У растений ДКФ это происходит на 50-й день, у растений ЭФ — на 50—52-й, у растений СП — на 54—57-й. К этому времени заканчивают рост почти все листья (рис. 3), однако само соцветие находится в фазе максимальной скорости роста (рис. 4).

Период роста растений ДКФ и ЭФ примерно одинаков, у СП — дней на 10 длиннее. Средняя скорость роста растений ДКФ по второй фазе чуть выше, чем у растений СП, и значительно выше скорости роста растений ЭФ. Наибольшая высота растений СП обусловливается не столько скоростью их роста, сколько продолжительностью второй фазы (рис. 1, табл. 2).

Характеризуя период роста листьев разных групп у изучаемых растений, мы обращали особое внимание на фазу максимальной скорости роста, т. е. время между первой и третьей критическими точками. Семядоли и зародышевые листья характеризуются значительно более короткой второй фазой роста по сравнению с листьями нижней формации и первыми листьями средней формации (рис. 3, табл. 2). То же можно сказать и о листочках обертки. Это объясняется не большой скоростью роста зародышевых листьев и листочков обертки, а быстрой остановкой их роста, с чем связаны их малые размеры. Скорость их роста намного меньше, чем скорость роста листьев других групп (табл. 1). Скорость роста листьев нижней формации от листа к листу нарастает медленно. Последний лист нижней формации, имея почти такие же размеры, как и листья средней формации, отличается от последних значительно бо́льшим периодом роста, что свидетельствует о еще малой скорости роста листьев этой формации (рис. 3). У листьев средней формации период роста сокращается значительно (табл. 2). У всех растений окончательные размеры листьев средней формации почти одинаковы, а сокращение продолжительности фазы мак-

симальной скорости роста от листа к листу, а затем ее постепенное увеличение к листьям верхней формации обусловливаются изменением скорости роста. Листья верхней формации, как и листья нижней формации, характеризуются довольно продолжительным периодом роста при небольших окончательных размерах, т. е. скорость роста этих листьев незначительна (рис. 3, табл. 1 и 2).

Таким образом, скорость роста листьев всех групп графически дает закономерную одновершинную кривую, ее максимум принадлежит центральным листьям средней формации.

Соцветия изучаемых растений вступают в фазу максимальной скорости роста, когда сами растения достигают третьей критической точки или близки к ней (рис. 1, 4). Начало цветения наступает, когда растение и все его листья заканчивают рост, однако соцветие в это время находится в фазе максимальной скорости роста. Рост соцветий у ДКФ заканчивается примерно через 14 дней, а у СП и ЭФ — через 18 дней после окончания роста междоузлий стебля (табл. 3). Период роста соцветия наибольший у СП, наименьший — у ДКФ, что коррелирует со скоростью их роста во второй фазе, длительность же фазы максимальной скорости роста соцветий одинакова у СП и ДКФ. Продолжительность роста соцветий у СП более длительна, чем у ДКФ и ЭФ, что обусловливает значительные размеры корзинок СП наряду с большей скоростью роста. Рост соцветий ЭФ завершается раньше и скорость роста их меньше по сравнению с соцветием СП, однако большая продолжительность роста второй фазы приводит к тому, что корзинка ЭФ ненамного уступает соцветию СП. Наименьшая скорость роста — во второй фазе у соцветий ДКФ. Рост их также завершается раньше, чем у СП и ЭФ, что обусловливает небольшие размеры корзинок (рис. 4, табл. 1, 3).

ТАБЛИЦА 3

Продолжительность роста стебля и соцветия, сут

	Рост междоузлий стебля			Рост соцветия (диаметр)		
	СП	ДКФ	ЭФ	СП	ДКФ	ЭФ
Период роста (начало и конец)	0—62	0—52	0—53	21—80	19—66	21—71
Продолжительность периода роста	62	52	53	59	47	50
Начало и конец второй фазы	25—45	27—40	27—42	45—62	38—55	41—60
Продолжительность второй фазы	20	13	15	17	17	19

Таким образом, изучение эректоидной, двухкорзиночной форм у стандартного роста подсолнечника в онтогенезе позволило установить, что его листья по таким признакам, как морфологическое и анатомическое строение, продолжительность и скорость роста, фаза онтогенеза, в которой они закладываются, могут быть подразделены на следующие 7 групп: семядоли, зародышевые листья, листья нижней, средней и верхней формации, листочки обертки, прицветные листья. Листья названных групп в пределах одного растения резко различаются по названным особенностям, поэтому при использовании их строения в целях внутривидовой и видовой систематики необходимо выбирать листья, строго сопоставимые. Средняя скорость роста листьев разных групп графически дает одновершинную кривую: самой большой скоростью роста обладают центральные листья среднего яруса, развивающие наибольшую листовую пластинку; листья верхней и нижней формаций при относительно небольших размерах имеют длительный период роста. Ко времени перехода в генеративную фазу растения подсолнечника достигают лишь 14—17 % своего окончательного размера. Максимальная фотосинтетическая активность в этот период приходится на листья нижней формации. Когда растения достигают четверти своего окончательного размера, у них заложены все цветковые бугорки, что определяет число будущих плодов в корзинке. Это происходит при наличии у растений листьев нижней формации, закончивших рост, и 6—7 листьев средней формации, активно растущих. Размеры же будущих плодов

положительно коррелируют с числом и размерами расположенных выше по стеблю листьев. В начале цветения само растение и все его листья завершают рост.

Данная работа была выполнена под руководством В. К. Василевской.

В заключение автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам кафедры ботаники Ленинградского университета Н. С. Ростовой, Г. М. Борисовской, Б. Р. Васильеву, В. М. Шмидту и сотрудникам Всесоюзного института растениеводства А. В. Анащенко и Т. В. Милеевой.

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. Н. О морфологических отношениях листовых частей между собой и со стеблем. — Журн. Мин-ва народ. просв., СПб, 1858, т. 97, № 2, с. 127—194. — *Василевская В. К., Антонова И. С.* К вопросу о пластичности строения листа. — В кн.: Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978, с. 5—22. — *Василевская В. К., Дорджиева В. И.* Строение корзинки подсолнечника на ранних этапах ее формирования. — Вест. ЛГУ, сер. биол., 1980, вып. 3, № 15, с. 36—41. — *Василевская В. К., Дорджиева В. И.* Формирование проводящей системы в цветке *Helianthus annuus* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 4, с. 520—526. — *Васильев Б. Р., Звонцова Н. П., Савинов И. П., Шмидт В. М.* Математический анализ листьев. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1294—1301. — *Гамалей Ю. В.* Закономерности развития тканей листа: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1978. 44 с. — *Дорджиева В. И.* Морфологическое и анатомическое строение зародыша эректоидных, двухкорзиночных форм и сорта-стандарта Передовик *Helianthus annuus* L. — Вест. ЛГУ, сер. биол., 1979, вып. 3, № 15, с. 35—41. — *Заленский В. Р.* Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Изв. Киев. политехн. ин-та, 1904. 212 с. — *Куперман Ф. М., Подольный В. З., Шульгин И. А.* Изменение формы и величины листьев подсолнечника в связи с прохождением этапов органогенеза. — Учен. зап. Кабардино-Балкарского гос. ун-та, 1961, вып. 10, с. 31—40. — *Савинов И. П., Васильев Б. Р., Шмидт В. М.* Сравнение логистической функции с функцией Гомпертца и вопросы прогнозирования ростовых процессов. — Вест. ЛГУ, сер. биол., 1976, вып. 2, № 9, с. 63—70. — *Сытник К. М., Мусатенко Л. И., Богданова Т. Л.* Физиология листа. Киев: Наук. думка, 1978. 391 с.

Калмыцкий государственный университет,
Элиста.

Получено 29 V 1983.

УДК 581.43

Бот. журн., т. 72, № 3

В. Т. Ярмишко

КОРНЕВАЯ СИСТЕМА КАК ИНДИКАТОР ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

V. T. YARMISHKO. ROOT SYSTEM AS AN INDICATOR OF TECHNOGENIC POLLUTION

Изучалось влияние загрязнения атмосферного воздуха сернистым газом и тяжелыми металлами на корневые системы растений. По мере приближения к источнику загрязнения наблюдаются угнетение роста, ухудшение жизненного состояния и массовое отмирание корней *Pinus sylvestris*; на здоровых сосущих корнях усиливается процесс образования микориз. Данные о структурно-морфологических особенностях и пространственном размещении корней могут быть использованы при оценке жизненного состояния лесных экосистем, подверженных воздействию техногенного загрязнения.

В настоящее время вызывает серьезную тревогу непрерывно усиливающееся воздействие атмосферного загрязнения на окружающую среду. Негативное влияние техногенных выбросов отчетливо видно на растительном покрове, в частности на лесных экосистемах. Влияние промышленного загрязнения воздуха и почвы на видовой состав, структуру и продуктивность растительных сообществ интенсивно изучается как в нашей стране (Кулагин, 1974; Дончева, 1978; Илькун, 1978; Алексеев, 1982; Алексеев, Ярмишко, 1984; Ярмишко, 1984; Yarmishko, 1985, и др.), так и за рубежом (Гудериан, 1979; Smith, 1981; Лоуренс, Вайнштейн, 1982; Grodziński, 1984; Hari, 1984; Bramryd, 1985; Folkeson, 1985; Mayer, 1985, и др.). Однако за редким исключением работы

содержат сведения лишь о реакциях надземных органов растений на действие тех или иных загрязнителей, исследованию же корневых систем уделяется недостаточное внимание. Между тем специфика условий произрастания лесных сообществ в районах промышленного загрязнения требует изучения подземных органов растений с целью получения сведений о структурно-морфологических особенностях и жизненном состоянии корней, об интенсивности и характере освоения корнями горизонтов почвы, о фитомассе корневых систем, о соотношении живых и мертвых корней и др.

Целью настоящей работы было изучение морфологических особенностей, пространственного размещения и жизненного состояния корневых систем растений *Pinus sylvestris* L. в условиях техногенного загрязнения. Важно было установить, реагируют ли корни растений на воздействие атмосферных загрязнений и каким именно образом.

Объекты и методы исследований

Наблюдения проводили в течение пяти лет в молодых сосновых древостоях на севере европейской части СССР. В этих районах лесные экосистемы характеризуются редкостойностью, низкими запасами фитомассы, малой продуктивностью и, как отмечают В. В. Никонов и Т. И. Ушакова (1984), сильно заторможенными биогеохимическими циклами, поэтому функциональная структура их хрупка и чрезвычайно уязвима.

Источником промышленного загрязнения природной среды является металлургический комбинат, выбрасывающий в атмосферу значительные количества двуокиси серы и полиметаллическую пыль, содержащую Ni, Cu, Co и другие тяжелые металлы.

Опытные участки закладывали на различном удалении (8—80 км) от источника загрязнения. Обязательным условием при подборе и закладке участков было их сходство по таксационной характеристике древесного яруса, по видовому составу растительности нижних ярусов, по почвенно-экологическим условиям и ряду других признаков. В табл. 1 приводим краткую таксационную характеристику исследуемых древостоев на пробных площадях 1, 2 и 3. В качестве контроля был взят древостой на пробной площади 1, которая расположена в 80 км на юго-запад от источника загрязнения. Пробные площади 2 и 3 размещаются в том же направлении на расстоянии 15 и 8 км от комбината соответственно.

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика исследуемых древостоев *Pinus sylvestris*

Пробная площадь	Расстояние от источника загрязнения, км	Состав древостоя	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Возраст, лет	Класс бонитета	Число стволов главной породы/га	Тип леса
1	80	10С+Б	3.5	3.4	30—35	V ª	4500	Сосняк лишайниковый
2	15	10С+Б	3.3	3.0	30—35	V ª	6183	Сосняк воронично-лишайниковый
3	8	10С+Б, Е	2.4	2.9	40—45	V ª	5027	То же

Кустарниковый ярус на этих опытных участках выражен слабо и представлен единичными особями *Juniperus communis* L. и *Salix glauca* L. Травяно-кустарничковый ярус слагают в основном *Empetrum hermaphroditum* L., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng, *Vaccinium myrtillus* L., *Caluna vulgaris* (L.) Hull и др. Средняя высота этого яруса составляет 8—10 см, сомкнутость на пробных площадях 1 и 2 — 0.4—0.5.

Мохово-лишайниковый ярус сформирован *Cladina rangiferina* (L.) Harm, *C. stellaris* (Opis) Brodo, *C. mitis* (Sandst.) Hale & W. Culb, *Pohlia nutans*

(Hedw.) Lindb. и рядом других видов. Проективное покрытие мохово-лишайникового яруса на участках 1 и 2 составляет 70—75 %, средняя высота — 5—7, иногда до 10 см. На пробной площади 3 наблюдается разобщенный характер размещения растительности нижних ярусов (около 60 % составляют пятна голого грунта), подавляющее большинство растений имеет явные следы повреждений (некрозы листьев, отмирание побегов и др.) и выглядят сильно угнетенными.

Почвы на всех трех участках классифицируются как грубогумусные маломощные подзолы, железо-иллювиальные, супесчаные.

На основе совокупности признаков (наличие хлорозов и некрозов на ассимиляционных органах, продолжительность жизни хвои на дереве, интенсивность линейного прироста побегов, степень изреженности и состояние крон и др.) мы определяли «категории жизненности» деревьев (Алексеёв, 1982) и древостоев. Исследования корневых систем растений проводили по методике, описанной нами ранее (Ярмишко, 1982). Основные показатели жизненного состояния лесных сообществ, подверженных воздействию загрязнителей, сравнивали с контрольными сообществами, находящимися вне зоны загрязнения.

Результаты и обсуждение

Обследование сосновых древостоев на пробных площадях 1, 2 и 3 показало (табл. 2), что по мере приближения к источнику загрязнения (с увеличением концентрации токсикантов) заметно ухудшается жизненное состояние как отдельных особей, так и древостоев в целом. Например, на контроле усыхающие и сухие сосны составляли 1—2 % от общего их числа, в 15 км от источника загрязнения (пробная площадь 2) численность таких растений достигает 35 %, а вблизи комбината (пробная площадь 3) — около 65 %. В районе расположения пробной площади 3 старые сосны (250—300 лет) засохли примерно 10—15 лет назад, а оставшиеся молодые крайне угнетены и имеют четко выраженные следы повреждений (некрозы хвои, сухие вершины, сухие ветви по всей длине крон и др.).

ТАБЛИЦА 2

Распределение деревьев *Pinus sylvestris* по категориям жизненного состояния

Категория состояния деревьев	Пробная площадь					
	1		2		3	
	число деревьев		число деревьев		число деревьев	
	шт/га	%	шт/га	%	шт/га	%
Здоровые	4294	95.4	123	2.0	—	—
Ослабленные	90	2.0	1795	29.0	945	18.8
Сильно ослабленные	49	1.1	2115	34.2	834	16.6
Усыхающие	—	—	1112	18.0	860	17.1
Сухие	67	1.5	1038	16.8	2388	47.5
Всего	4500	100.0	6183	100.0	5027	100.0

Отрицательное влияние техногенного загрязнения сказывается и на растениях нижних ярусов. Так, по мере приближения к комбинату снижается проективное покрытие большинства травянистых видов, обедняется видовой состав фитоценозов. В результате воздействия атмосферных выбросов у отдельных видов растений (брусника, черника, водяника, толокнянка и др.) снижаются интенсивность линейного прироста побегов, продолжительность жизни листьев, усиливается ксероморфность структуры листьев.

Можно думать, что наряду с видимыми признаками повреждения и угнетения надземных органов растений происходят существенные изменения и в зоне

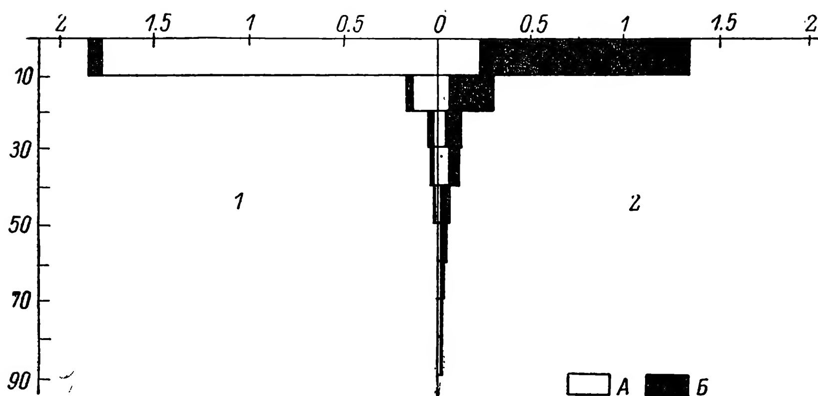


Рис. 1. Вертикальное распределение фитомассы корней *Pinus sylvestris* по почвенному профилю на контроле (*1*) и в условиях техногенного загрязнения (*2*). Условные обозначения:
А — фитомасса живых корней, *Б* — фитомасса мертвых корней. *По оси абсцисс* — фитомасса корней, т/га абс. сух. веса; *по оси ординат* — глубина почвы, см.

корневых систем, поскольку в почве вблизи источников загрязнения накапливаются значительные количества серы и других токсических веществ (Чертов, 1982; Зырин и др., 1984). Действие сернистого газа и тяжелых металлов приводит к снижению активности почвенной фауны и микроорганизмов, замедлению разложения подстилки, накоплению грубого гумуса, деградации условий местопроизрастания (Rehfuess, 1981; Zwoliński, Widera, 1982) и может вызывать повреждение корней древесных растений (Ulrich, 1982).

В рассматриваемых почвенно-экологических условиях корневая система сосны имеет ярко выраженный поверхностный характер. В фоновых условиях на пробной площади 1 горизонтальные корни (5—6, иногда 8 шт и более в расчете на одно дерево) второго порядка [1] ветвления распространяются в верхних (0—10 см) горизонтах почвы на расстояние 6—7, нередко 8—10 м от ствола. На них формируются корни третьего порядка ветвления (в среднем по 25—30 шт на 1 м корня второго порядка), а на последних в свою очередь размещается целый ряд корней более высоких порядков ветвления, которые имеют многочисленные ответвления, переплетающиеся и заканчивающиеся густой сетью мелких сосущих корешков. Площадь, занимаемая корневой системой одного дерева сосны на контроле, часто достигает 120—150 м^2, а объем корнеобитаемого слоя почвы — 18—22 м^3.

Исследования физиологически активной части корневых систем сосны на контрольных участках показали, что сосущие корни в той или иной степени инфицированы грибами-микоризообразователями и представлены эктомикоризами. Микоризные корни размещаются на проводящих корнях в большинстве случаев одиночно, и на них преобладает простая и вильчатая формы микориз (по классификации Семеновой, 1980). Меньшее распространение имеют другие формы микориз и приурочены они чаще всего к полусгнившим пням и упавшим стволам деревьев. С увеличением глубины почвы число микоризных корней на единицу длины проводящего корня уменьшается. В целом корневая система сосны на контроле характеризуется здоровыми, хорошо развитыми, с видимыми признаками интенсивного роста корнями. Масса мертвых корней, состоящая в основном из корней III и более высоких порядков ветвления диаметром 1—2 мм, здесь не превышает 3—5 % (рис. 1).

По мере приближения к источнику загрязнения заметно ухудшается жизненное состояние не только надземных органов растений (Yarmishko, 1985), но и их корневых систем. Все чаще можно наблюдать в подземной сфере загнивание и частичное отмирание корней древесных растений, особенно у суховершинных особей. Так, уже на участке 2, расположенном в 15 км от источника загряз-

[1] Здесь и далее за корень первого порядка ветвления принят стержневой корень (продолжение ствола, стебля).

ния, у сосны мертвые корни II порядка ветвления составляют в среднем 12.5, а корни III порядка — 26 % от общего числа корней соответствующих порядков на одном дереве (табл. 3). В данных условиях у отдельных корней деревьев начинает отчетливо проявляться тенденция к их заглублению в нижележащие горизонты почвы. На сосущих корнях, кроме простых и вильчатых, нередко можно видеть извилистые, четковидные, коралловидные и другие формы микориз. V. Mejstřik (1980) указывает, что в районах Чехословакии с разным уровнем загрязнения двуокисью серы на корнях ели существуют разные подтипы доминирующей микоризы в загрязненных и незагрязненных участках.

ТАБЛИЦА 3

Распределение корней *Pinus sylvestris* II и III порядков ветвления по категориям состояния (шт/дерево)

Порядок ветвления корней	Категория состояния корней	Пробная площадь 1, число корней, шт	1, %	2, шт	2, %	3, шт	3, %
II	Живые	6	100.0	7	87.5	3	37.5
	Отмирающие	—	—	—	—	3	37.5
	Мертвые	—	—	1	12.5	2	25.0
	Итого.	6	100.0	8	100.0	8	100.0
III	Живые	800	95.4	357	60.8	49	17.1
	Отмирающие	—	—	77	13.2	16	5.6
	Мертвые	39	4.6	153	26.0	221	77.3
	Итого.	839	100.0	587	100.0	286	100.0

При дальнейшем увеличении загрязнения воздуха в подземной сфере наблюдаются еще более заметное угнетение роста и массовое отмирание корней сосны всех фракций и диаметров — от тонких сосущих до основных скелетных (табл. 3). Так, на пробной прощади 3, которая расположена в 8 км от источника загрязнения, масса мертвых корней в верхнем 10-сантиметровом слое почвы достигает 73 % (рис. 1). В этих условиях отмирающие и мертвые корни второго порядка ветвления составляют более 62 %, а оставшиеся живые на значительном протяжении лишены тонких ростовых и физиологически активных корней и окончания их в верхних горизонтах почвы, как правило, бывают мертвыми. В горизонтальной плоскости эти корни распространяются на 3—3.5 м от ствола. Интересным, на наш взгляд, является то, что практически все жизнеспособные корни сосны вблизи источника загрязнения (пробная площадь 3) 15—17 лет назад (время начала максимальной депрессии линейного и радиального приростов деревьев) довольно резко, почти под углом 90°, изменили направление своего роста с горизонтального на вертикальный и проникли в почву на глубину 0.4—0.6, а в отдельных случаях — на 1 м и более, успешно преодолев очень плотные ортштейновые горизонты. Там они ветвятся и распространяются, осваивая новые горизонты в поисках водных и пищевых ресурсов. Такое поведение корней, наблюдаемое нами и у ели европейской, можно объяснить, видимо, тем, что в непосредственной близости от источников загрязнения в верхних горизонтах почвы накапливаются большие количества токсических веществ, которые оказывают отрицательное влияние на рост и функционирование корней, поэтому они и устремляются в более глубокие и плотные, но менее токсичные слои почвы. Площадь питания одного дерева на пробной площади 3 составляет 30—40 м^2, объем корнеобитаемого слоя почвы — 15—20 м^3.

Исследования тонких фракций корней сосны позволили установить, что по мере приближения к источнику загрязнения возрастает интенсивность образования различных форм микориз, в особенности коралловидной. Так, напри-

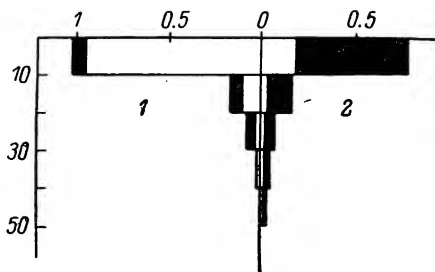


Рис. 2. Вертикальное распределение фитомассы подземных органов травянистых растений по почвенному профилю на контроле (*1*) и в условиях техногенного загрязнения (*2*).

Обозначения те же, что и на рис. 1.

мер, если в фоновых условиях, на контроле, преобладает простая и вильчатая формы микориз на одиночно расположенных сосущих корешках и масса последних по самым приближенным подсчетам не превышает 100—120 кг/га в абсолютно сухом состоянии, то в непосредственной близости от промышленного комбината (пробная площадь 3) на корнях, кроме вышеупомянутых форм, образуются плотные коралловидные и другие формы микориз в виде микопластов (Ярмишко, 1984), которые часто достигают значительных размеров (25—30 см^3). Масса микоризных корней только в микопластах на этом участке составляет около 300—350 кг/га. Усиление процессов микоризообразования и разрастание микориз в виде отдельных микопластов достаточно больших размеров на корнях сосны в рассматриваемых условиях являются, очевидно, результатом нарушения естественных микрогруппировок микробов и грибов. Последнее, как отмечает В. И. Шубин (1973), видимо, обусловлено сильным воздействием на почву химических веществ. В наших исследованиях это может быть вызвано избытком в почве серы и тяжелых металлов (медь, никель, кобальт и др.). Следует отметить, что микориза оказывает благоприятное влияние на жизнедеятельность растений, поскольку, с одной стороны, в условиях слабого техногенного загрязнения и на контроле усиливает процессы поглощения питательных веществ из почвенного раствора, а с другой — при сильном воздействии загрязнителей активно поглощает токсиканты и передает малое количество их (Bradley e. a., 1982) в кору корней растения-хозяина. Микоризные корни и микопласты в условиях сильного техногенного загрязнения быстро отмирают, видимо, по мере накопления микоризными чехлами летальных доз токсикантов.

Данные, полученные при исследовании подземных органов растений травяно-кустарничкового яруса, также свидетельствуют об отрицательном влиянии на них техногенного загрязнения. Особенно интенсивно идут процессы угнетения роста и развития, а также наблюдается отмирание корней в верхних горизонтах почвы вблизи источника загрязнения (рис. 2).

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что техногенное загрязнение, оказывая отрицательное влияние на лесные экосистемы, повреждает не только надземные органы растений, но, воздействуя на почву, вызывает серьезные структурные перестройки корневых систем, их качественные и количественные изменения. Сведения о структурно-морфологических особенностях и пространственном размещении корней, а также показатели численности отмерших и биомассы живых корней можно использовать для оценки уровня техногенного загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. А. Особенности описания древостоев в условиях атмосферного загрязнения. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 97—115. — *Алексеев В. А., Ярмишко В. Т.* Влияние атмосферного загрязнения на структуру и продуктивность сосняков европейского Севера. — В кн.: Влияние промышленного загрязнения на лесные экосистемы и мероприятия по повышению их устойчивости. Тез. докл. к Всесоюзному научно-практическому совещанию, 26—27 июня 1984 г. Каунас, 1984, с. 65. — *Гудериан Р.* Загрязнение воздушной среды. М.: Мир, 1979. 200 с. — *Дончева А. В.* Ландшафт в зоне воздействия промышленности. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 95 с. — *Зырин Н. Г., Першина Н. З., Решетников С. И. и др.* Тяжелые металлы в почвах и растениях в районе медеплавильного производства. — В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. Тез. докл. на Всесоюзной школе 4—8 декабря 1984 г. в Звенигороде. Пущино, 1984, с. 81—83. — *Илькун Г. М.* Загрязнение атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 248 с. — *Кулагин Ю. З.* Древесные растения и промышленная

среда. М.: Наука, 1974. 124 с. — *Лоуренс Дж. А.*, *Вайнштейн Л. Х.* Влияние атмосферных загрязнителей на продуктивность растений. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч. 1. Таллин, Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 132—152. — *Никонов В. В.*, *Ушакова Т. И.* Влияние аэротехногенных отходов апатитовой промышленности на лесные экосистемы Кольского севера. — В кн.: Влияние промышленного загрязнения на лесные экосистемы и мероприятия по повышению их устойчивости: Тез. докл. к Всесоюзному научно-практическому совещанию (26—27 июня 1984 г.). Каунас, 1984, с. 95. — *Семенова Л. А.* Морфология микориз сосны обыкновенной в спелых лесах. — В кн.: Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород севера. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 103—132. — *Чертов О. Г.* Влияние сернистых загрязнений на свойства лесных почв. — В кн.: Взаимодействие лесных экосистем и атмосферных загрязнителей. Ч.2, Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 101—136. — *Шубин В. И.* Микотрофность древесных пород. Значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 264 с. — *Ярмишко В. Т.* К методике изучения корневых систем древесных растений в условиях промышленного загрязнения. — В кн.: Взаимодействие между лесными экосистемами и загрязнителями: Тез. докл. I советско-американского симпозиума по проекту 02.03—21. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1982, с. 40—42. — *Ярмишко В. Т.* Оценка состояния подземных органов растений в условиях промышленного загрязнения. — В кн.: Влияние промышленных предприятий на окружающую среду: Тез. докл. на Всесоюзной школе 4—8 декабря 1984 г. в Звенигороде. Пущино, 1984, с. 230—231. — *Bradley R.*, *Burt A. J.*, *Read D. J.* The biology of mycorrhiza in the *Ericaceae*. The role of mycorrhizal infection in heavy metal resistance. — New Phytol., 1982, vol. 92, N 2, p. 197—209. — *Bramryd T.* Forest damages in Scania, south Sweden, and their relation to air pollution and soil acidification-investigation of plant- and soil-chemical parameters along a pollution gradient. — Proc. Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems». Univ. Agricult. Brno, ČSSR, 1985, p. 175—188. — *Folkeson L.* Depauperation of the moss and lichen vegetation in a forest polluted by copper and zinc. — Proc. Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems». Univ. Agricult. Brno, ČSSR, 1985, p. 297—308. — *Grodziński W.* The function of a forest ecosystem in an industrial region of southern Poland: Theses of papers Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems», 1984, p. 14—15. — *Hari P.* The effect of changing environmental factors on forest growth: Theses of papers Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems», 1984, p. 15—16. — *Mayer R.* Accumulation of heavy metals in forest soils and risks for vegetation and quality of ground water. — Proc. Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems». Univ. Agricult. Brno, ČSSR, 1985, p. 113—120. — *Mejstřik V. K.* Ectomycorrhizas in *Picea abies* (L.) Karsten from a heavily SO_2-polluted area.— Proc. 3rd Intern. Conf., Bioindic. Deteriorisationis Reg., Liblice, Praha, 1980, p. 171—179. — *Rehfuess K. E.* Über die Wirkungen der sauren Niederschläge in Waldökosystemen. — Forstwiss. Cbl., 1981, Bd 100, N 6. S. 363—381. — *Smith W. H.* Air pollution and forests. Interactions between air contaminants and forest ecosystems. New York e. a., Springer, 1981. 379 p. — *Ulrich B.* Saurer Regen—Bedrohung für die Wälder. — Allq. Forstzeitung, 1982, Bd 93, N 8, p. 210—211. — *Yarmishko V. T.* Assessment of the air pollution on pine stands under conditions of the north european part of the U. S. S. R. — Proc. Intern. symp. «Air pollution and stability of coniferous forest ecosystems». Univ. Agricult. Brno, ČSSR, 1985, p. 309—324. — *Zwoliński J.*, *Widera S.* Wplyw niekotórych metali niezelaznych na drzewostany sosnowe. — Sylwan, 1982, Bd 126, N 5, S. 27—34.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 II 1985.

УДК 577.4

Бот. журн., т. 72, № 3

Н. Г. Шатохина

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ-ДОМИНАНТОВ СЕВЕРОКАЗАХСТАНСКИХ СТЕПЕЙ

N. G. SHATOKHINA. PRODUCTIVITY OF DOMINANT PLANTS OF THE NORTH KAZAKHSTAN STEPPES

Выявлена сезонная динамика запасов и прироста надземных и подземных органов растений: крупно- и мелкодерновинных злаков и полыней, показана связь этих данных с биологией вида, его фитоценотической значимостью, особенностями местообитания и погодными условиями. Приводится оценка участия доминантов в продукционном процессе фитоценоза. Оказалось, что доминирующие растения в подземной сфере образуют примерно ту же долю (47—55 %) продукции, что и в надземной.

Продуктивность зональных степей довольно хорошо изучена. Установлены запасы различных фракций растительного вещества, их сезонные и разногодичные колебания, выявлены оценки первичной продукции. Анализ этих характе-

ристик в зависимости от гидротермического фактора для травяных экосистем умеренной зоны показал, что в более сухих и континентальных степях Западной Сибири и Казахстана запас и продукция подземных органов растений выше, а надземных ниже, чем в их восточно-европейских аналогах (Титлянова и др., 1983). Наиболее высокий запас живых корней и их прирост отмечены в настоящих разнотравно-ковыльных степях Северного Казахстана. В этой связи несомненный интерес представляет вопрос, какова же роль доминирующих видов растений в продукции фитоценоза? Кроме того, сезонная динамика запаса и прироста надземных и подземных органов входящих в фитоценоз растений является базисом при оценке его физиологической функции: расхода углеводов на дыхание, распределения продуктов фотосинтеза, величины продуктивного и общего фотосинтеза и др. Эти характеристики необходимы для выявления приспособительной реакции растений к условиям внешней среды, а также для оценки функции экосистемы в целом. Для достижения этой цели мы совместно с А. В. Наумовым попытались провести параллельное изучение дыхательного газообмена и продуктивности доминирующих растений (Наумов, Шатохина, 1983).

Основные характеристики доминантов казахстанских степей — ареал, фитоценотические, биолого-морфологические, эколого-физиологические особенности, а также динамика продуктивности надземных органов — подробно освещены в ряде работ (Белостоков, 1957; «Растительность. . .», 1961; «Биокомплексные исследования. . .», 1969, и др.). Сведений об участии отдельных растений в продукционном процессе сообщества, включая его подземную сферу, крайне мало. В. С. Шарашова (1967) и А. А. Бажецкая (1972) изучали сезонную динамику запасов надземных и подземных органов у разных по биологии доминирующих растений — мелкодерновинных злаков и полыней. Было показано, что ритм прироста фитомассы зависит в первую очередь от биологии вида. У растений с двумя генерациями листьев отмечали два периода прироста корней, у растений с одной генерацией — один. Величину годичной продукции авторы не оценивали. Н. П. Дружинина (1971) при изучении соотношения массы надземных и подземных органов отдельных растений установила, что в подземной сфере доминируют те же растения, что и в надземной. Так, в степях Юго-Восточного Забайкалья 2—4 вида составляют 30—50 % подземной фитомассы сообщества. Прирост отдельных растений в Стрелецкой степи изучал Хоанг Тьюнг (1974), но внимание в данном случае уделялось роли видов в поддержании структуры сообщества. Некоторые авторы оценивали участие отдельных фенологических (Шатохина, Вагина, 1976) или биолого-морфологических (Джалилова, 1978) групп растений в подземной продукции степных и луговых фитоценозов.

Тесная связь продукционного процесса у растения с ритмами побегообразования и длительностью жизни разнотипных побегов выявлена при изучении отдельных, в основном луговых растений (Смелов, 1947; Серебрякова, 1956; Татаринова, 1964; Джалилова, 1971, 1978, 1980, и др.). Такую же закономерность отмечают исследователи при изучении продукционно-деструкционных процессов в биогеоценозе в целом (Игнатенко и др., 1968; Хоанг Тьюнг, 1974; Шатохина, Вагина, 1976; Быстрицкая, Осычнюк, 1975; Титлянова, 1977; «Продуктивность. . .», 1978, и др.).

Принимая во внимание имеющиеся данные, мы задались целью непосредственно в поле проследить сезонный ритм прироста и отмирания надземных и подземных органов доминирующих растений, а также оценить величину их годичной продукции.

Материал и методика

Работу выполняли в Целиноградской обл. на заповедном участке степи стационара Шортанды («Бараевская степь») в подзоне засушливых разнотравно-ковыльных степей. В 1976—1981 гг. в биогеоценозах заповедника изучали разногодичную, а в отдельных из них сезонную динамику растительного вещества и продукционно-деструкционных процессов (Мордкович и др., 1985). В 1979 г. наряду с этими вопросами определяли первичную продукцию доминирующих растений. Для исследования выбраны основные эдификаторы степей: крупно-

дерновинные злаки — мезоксерофит *Stipa rubens* P. Smirn. и эуксерофит *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.; мелкодерновинные злаки — эвриксерофиты *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaud.; полыни — ксерогалофит *Artemisia pontica* L., эвриксерофит *A. austriaca* Jacd. Продукцию вида определяли в той ассоциации, для которой он наиболее характерен. Так, ковыль Лессинга, типчак и тонконог изучали в разнотравно-красноковыльно-ковылковой ассоциации (фитоценоз № 1, далее ф. 1), ковыль красный изучали в разнотравно-ковылково-красноковыльной (ф. 2), полыни — в грудницево-полыннотипчаковой (ф. 3).

Климат района континентальный с широкой амплитудой суточных, сезонных и разногодичных колебаний; 1979 г. был относительно влажным и прохладным (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Характеристика погодных условий

	Осадки, мм						$\Sigma t > 10°$					
	IX—III	IV	V	VI	VII	VIII	V	VI	VII	VIII	IX	IV—IX
Среднемноголетняя	127	19	29	41	66	49	378	546	598	512	321	2355
В предшествующий год (1978)	117	95	55	67	13	5	328	580	556	552	591	2507
В год исследования (1979)	165	35	29	63	88	25	360	474	564	443	365	2206

Для определения продукции доминанта на единице площади фитоценоза изучали число дерновин доминанта на 1 м^2, прирост надземной и подземной (в слое почвы 0—20 см) фитомассы одной дерновины, распределение массы корней доминанта в фитоценозе между дерновинами (в слое почвы 0—20 см) и в глубь до 60 см. Кроме того, использовали данные о надземной и подземной продукции всего фитоценоза.

Принцип учета продукции одной дерновины доминирующего вида мы заимствовали из работы Шарашовой (1967). Весной, до начала вегетации, были отмечены по 25 более или менее обособленных дерновин каждого злака, состоящих из молодых и взрослых растений, и по 25 примерно одинаковых куртин полыней. Размер дерновин злаков: ковыля красного около 45 см^2, ковыля Лессинга — 35, тонконога — 30 и типчака — 23. Далее с мая по сентябрь один раз в месяц в 5-кратной повторности на площадке 20×20 см^2, включающей дерновину или куртину интересующего нас доминанта, учитывали зеленые побеги, ветошь, подстилку и в слое почвы 0—20 см подземную массу, отмечали фенологическую фазу и жизненное состояние доминанта.

Отобранные монолиты замачивали на 1—2 ч в воде, затем растительную массу методом декантации отмывали на сите с размером ячеек 0.5 мм и после высушивания фракционировали: сначала по внешним признакам разделяли на живые и мертвые крупные корни и корневища исследуемого вида и отдельно всех других входящих в данный фитоценоз видов. Отломившиеся при разборке корни присоединяли к общей более мелкой массе. Эту массу для удобства выделения живых корней разделяли с помощью набора почвенных сит (2 мм—0.5 мм—поддон) на среднюю, мелкую и очень мелкую фракции смеси живых корней и мортмассы. В среднюю фракцию входили боковые корни 1—2-го порядков диаметром 0.7—0.2 мм, в мелкие фракции — боковые более высоких порядков диаметром $\leqslant$0.2 мм. Из средней и мелких фракций брали по 2—3 навески (250—300 мг) и с помощью лупы разделяли на субфракции: живые корни доминирующего вида, других видов и общие мертвые остатки (мортмасса). По полученному соотношению вычисляли вес каждой субфракции в массе всей пробы. Результаты 5 повторностей обрабатывали статистически. Ошибка опыта больших по массе фракций составляла 5—15 %.

При изложении материала использованы термины и символы, принятые в биогеоценологии («Ресурсы биосферы», 1975; Титлянова, 1977): фитомасса —

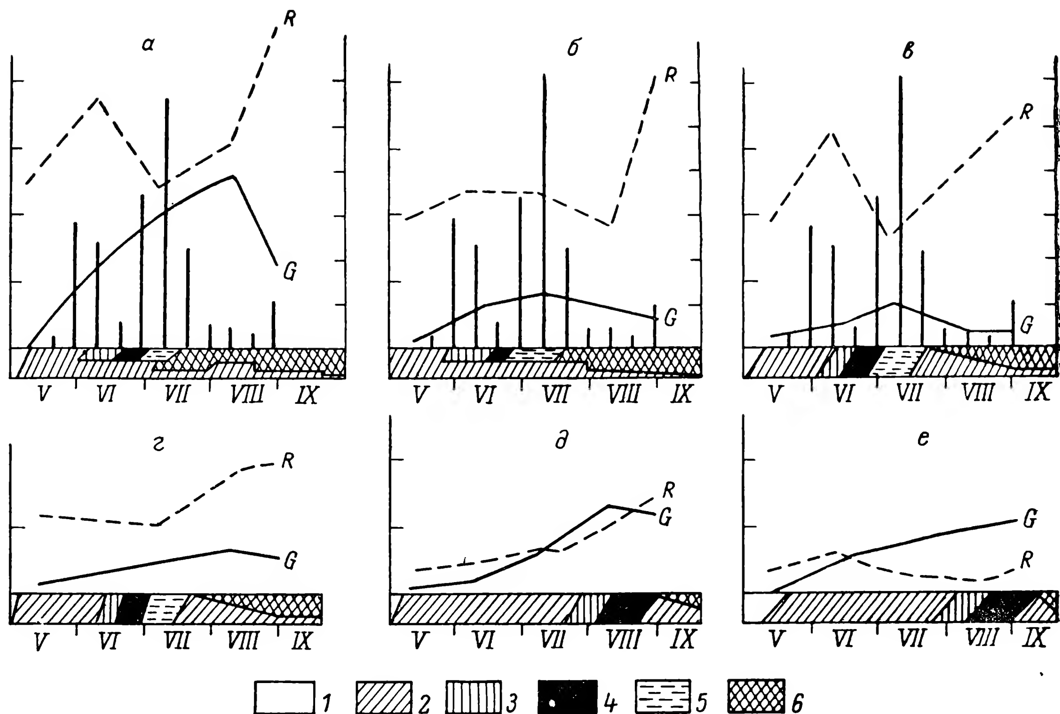


Рис 1. Осадки (мм за декаду), сезонная динамика запасов фитомассы (*G* — надземная, *R* — подземная) и феноспектр доминирующих видов.

Здесь и на рис. 2: *а* — *Stipa rubens*, *б* — *S. lessingiana*, *в* — *Festuca valesiaca*, *г* — *Koeleria cristata*, *д* — *Artemisia pontica*, *е* — *A. austriaca*; *1* — покой, *2* — вегетация, *3* — трубкование (стеблеобразование), *4* — колошение, *5* — плодоношение, *6* — отмирание. *По оси абсцисс* — месяцы, *по оси ординат*: *слева* — вес, г/20×20 см, *справа* — осадки.

живые надземные (*G*) и подземные (*R*) органы растений; продукция — синоним прироста: P^G — надземная, P^R — подземная; мортмасса — мертвые растительные остатки.

Прирост и отмирание фитомассы доминанта и других входящих в объем монолита видов рассчитывали методом минимальной оценки (Титлянова, 1977).

Во время полного развития травостоя (июнь) на 20—25 м² фитоценоза подсчитывали число дерновин доминанта и измеряли их диаметр. В это же время изучали изменение массы подземных органов доминанта в фитоценозе в зависимости от удаленности от дерновины. Для этого отбирали 5 монолитов 20×20×20 см, в 2 из которых входили разные по возрасту крупные дерновины, а 3 располагались на некотором расстоянии от них.

Изучаемые злаки — растения одинаковой жизненной формы — плотнодерновинные, длительновегетирующие, зимнезеленые с летним полупокоем, с очень близким ритмом развития. Полыни — растения разных жизненных форм с одинаковым позднелетним периодом цветения. *Artemisia pontica* — многолетнее травянистое длительновегетирующее корневищное растение, *A. austriaca* — корнеотпрысковый степной полукустарничек (Беспалова и др., 1966).

Сроки наступления и продолжительность фенофаз, жизненность растений в текущем вегетационном сезоне в значительной мере определяются его состоянием в предыдущем сезоне (Семенова-Тянь-Шанская, 1966; Дружинина, 1976; Джалилова, 1978, и др.). В изучаемых степных фитоценозах в предыдущем, 1978 г. благодаря влажному раннелетнему периоду злаки развивались очень активно, имели много генеративных побегов, высокую семенную продукцию. Большинство монокарпических побегов к концу лета, завершив жизненный цикл, отмерло. Для осеннего кущения требовались благоприятные условия, однако позднелетне-осенний период был крайне засушливым и осеннего кущения у злаков не было. На следующий, 1979 г. в весенне-раннелетний период разви-

тие злаков было запоздалым, фенофазы смещены во времени (рис. 1). При этом крупно- и мелкодерновинные злаки развивались неодинаково. У ковылей весеннее кущение было слабым, генеративных побегов крайне мало, их фитоценотическая роль по сравнению с предыдущим годом снизилась. У мелкодерновинных злаков генеративных побегов было довольно много, их роль, особенно тонконога, возросла по сравнению с предыдущими годами. Отмеченные различия, по-видимому, связаны с особенностями образования и длительностью жизни монокарпических побегов. У ковылей генеративные побеги в основном 3-летние (Белостоков, 1957; «Биокомплексные исследования. . .», ч. 2, 1969), почти все они отцвели и закончили жизненный цикл в предыдущем сезоне, растения истощены, побегообразование ослаблено. У типчака и, вероятно, у тонконога генеративные побеги двулетние, побегообразование у них более интенсивное, чем у ковылей.

В год исследования все злаки вегетировали без летнего перерыва; летне-осеннее кущение у них было ранним и интенсивным. Полыни также обильно цвели, имели много генеративных побегов и высокую семенную продукцию.

Результаты исследования и обсуждение

Динамику различных фракций фитомассы, продукционный процесс, его связь с фенологическим развитием растения и гидротермическими условиями подробно рассмотрим на примере *Stipa rubens* (табл. 2, рис. 1 и 2).

ТАБЛИЦА 2

Динамика запасов растительного вещества в фитоценозе с доминированием *S. rubens* (г/20×20 см)

Фракция	8 V	10 VI	5 VII	8 VIII	1 IX
Зеленая масса ковыля	0.0	5.7	9.7	13.0	6.5
Ветошь	25.8	14.7	12.8	20.3	22.3
Подстилка	11.0	14.7	14.4	13.7	13.6
Живые подземные органы ковыля R_{stipa}, в том числе	12.7	18.7	12.4	15.2	24.6
корневища	2.8	2.1	2.1	1.2	2.1
крупные корни	5.0	5.8	5.0	5.5	4.1
средние и мелкие корни	4.9	10.8	5.3	8.5	18.4
Подземная масса всех видов, в том числе	80.1	58.7	76.6	66.9	75.1
живая R	33.1	35.3	29.6	25.2	51.6
R_{stipa}/R, %	41	52	42	64	47

Динамика запаса зеленой массы *S. rubens* характеризовалась одним максимумом, который отмечался не в раннелетний период во время цветения вида, как в год с хорошей осенней подготовкой, а в позднелетний (8 VIII). В это время наряду с полным развитием весенних листьев отрастали осенние листья, началось летне-осеннее кущение растения. К осени запас зеленой массы резко понизился, однако оставался достаточно высоким, чему благоприятствовали погодные условия. Динамика ветоши в первую половину вегетационного сезона была прямо противоположной динамике зеленой массы, во вторую — почти соответствовала таковой.

Динамика запаса живых подземных органов *S. rubens* характеризовалась двумя максимумами — во время полных весенне-летнего (10 VI) и осеннего (1 IX) кущений. Величина максимума, как отмечали другие исследователи (Troughton, 1957; Игнатенко и др., 1968), определялась интенсивностью кущения. Ритм динамики отдельных подземных органов *S. rubens* (корневища, крупные и мелкие корни) индивидуален, что связано, по-видимому, с различной функцией этих органов в жизни растения. Так, масса корневищ, запасающего органа, от начала вегетации и до окончания плодоношения (8 VIII) постепенно уменьшалась, во время летне-осеннего кущения возрастала. Масса придаточ-

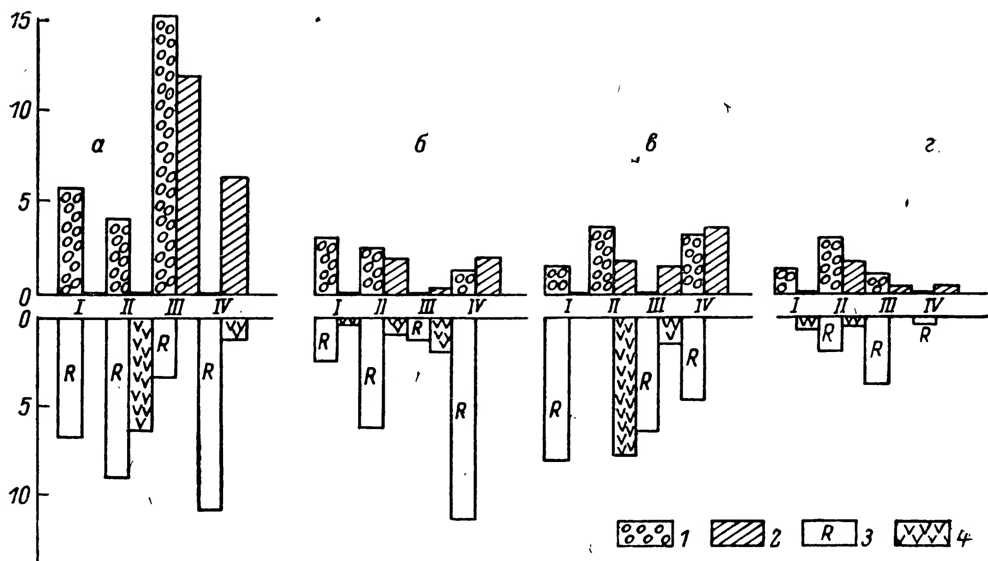


Рис. 2. Прирост и отмирание фитомассы доминирующих злаков.

1 — прирост, *2* — отмирание надземных органов растений, *3* — прирост, *4* — отмирание подземных органов растений. *По оси абсцисс* — периоды, *I* — 8 V—10 VI, *II* — 10 VI—5 VII, *III* — 5 VII—10 VIII, *IV*— 10 VIII—1 IX; *по оси ординат* — интенсивности процессов: прироста и отмирания фитомассы, г/20×20 см за период.

ных корней, выполняющих в основном проводящую функцию и зависящих от числа монокарпических побегов в дерновине (Смелов, 1947; Татаринова, 1964; Джалилова, 1978), несколько увеличилась во время полного развития весенних (10 VI) и образования осенних (8 VIII) побегов. Масса же наиболее деятельных, поглощающих воду и элементы питания средних и мелких корней от начала вегетации и до полного весеннего кущения увеличивалась, во время плодоношения снизилась, но в период летне-осеннего кущения вновь резко возросла.

В целом ритм динамики запасов подземных органов *S. rubens* определялся приростом или отмиранием средних и мелких корней, масса которых в течение сезона изменялась почти в 4 раза: от 4.9 (10 V) до 18.4 (1 IX) г/монолит. Масса крупных подземных органов колебалась незначительно: от 6.2 до 7.8 г/монолит. Общий запас живых подземных органов ковыля в течение сезона изменялся в 2 раза — от 12.4 до 24.6 г в объеме монолита, а относительное участие — от 42 % в фазу цветения до 64 % во время осеннего кущения, составляя в среднем 53 % запасов *R* всех видов растений. Повышению массы корней *S. rubens* по времени года, исключая осенний период, соответствовало снижение массы живых корней других видов растений, и наоборот. В летне-осенний период наблюдалось одновременное увеличение запасов живых корней всех видов растений.

Рассмотрим продукцию *S. rubens* по периодам между сроками учета (рис. 2). Осень в предшествующий наблюдениям год была очень сухой. В осенне-зимний период ковыль находился в стадии покоя и прироста фитомассы с 5 IX по 8 V не отмечено. В течение влажного и довольно теплого весенне-раннелетнего (8 V—10 VI) периода следующего года завершилось кущение, началось трубкование, формирование генеративных побегов. Прирост фитомассы прослеживался и в надземной, и в подземной сферах.

Летний период (10 VI—5 VII) был влажный и прохладный. В течение короткого отрезка времени (25 сут) у *S. rubens* закончилось начатое в раннелетнем периоде трубкование, завершилось колошение, цветение, началось плодоношение (рис. 1). Генеративных побегов образовалось очень мало (1—3 побега далеко не в каждой дерновине), цветение было позднее, скрытое и продолжительное (16—25 VI), семенная продукция — крайне низкая, так как большинство и без того малочисленных побегов оказалось пораженным головневыми

грибами («Биокомплексные исследования. . .», ч. 2, 1969). В этом периоде наряду с приростом надземных и подземных органов ковыля происходило их отмирание. При этом прирост надземных органов был меньшим, а подземных — более высоким, чем в предыдущем периоде. Начало отмирания мелких корней предшествовало отмиранию надземных побегов.

Среднелетний период (5 VII—8 VIII) был теплый и влажный. Фазы генеративного цикла *S. rubens* завершились, однако летний полупокой не отмечался. Одновременно с подсыханием и отмиранием первых весенних листьев и генеративных побегов дорастали весенние верхушечные листья, отрастали листья новой генерации, началось активное кущение. За этот период отмечался наибольший прирост зеленой массы, а прирост корней — наименьший в сезоне.

Позднелетний период (8 VIII—1 IX) — довольно теплый. Благодаря обильным июльским осадкам почва оставалась влажной. У *S. rubens* продолжалось осеннее кущение, однако прирост зеленой массы был менее значительный, чем ее отмирание, прирост корней — максимальный в сезоне. Интенсивному приросту корней благоприятствовали внутренние и внешние факторы: достаточное количество влаги и тепла в почве, высокий запас фотосинтезирующей массы, заторможенность ростовых процессов в надземной сфере. Образующиеся продукты фотосинтеза направлялись в корни, при этом увеличивалась в основном масса мелких корней. Мощная корневая система в этот период необходима растениям для снабжения элементами питания очень энергоемких процессов — формирования почек возобновления, синтеза запасных питательных веществ. Возможно, корни в это время выполняют еще и функцию «депо» для избытка образующихся углеводов.

Таким образом, ритм динамики запасов и прироста фитомассы определялся фенологическим развитием вида. Прирост фитомассы прослеживался в течение всего вегетационного периода, как и фенологическое развитие, без летнего перерыва. Ритмика прироста надземных органов в целом была противоположной ритмике подземных: снижение продукции надземных органов соответствовало увеличению продукции подземных. В надземной сфере отмечался один максимум интенсивного прироста — в среднелетний период, во время полного развития весенних и отрастания осенних вегетативных побегов. Весенне-раннелетний прирост в связи с недостаточной подготовкой растений в осенний период предыдущего года и поэтому слабым весенним кущением был низким. В подземной сфере отмечались два периода интенсивного прироста — во время весенне-раннелетнего и летне-осеннего кущения; в среднелетний период прирост корней резко сокращался.

Продукция для взрослой дерновины *S. rubens* составила 25.2 г надземных органов, подземных — 30.2 г за год, или 53 % продукции корней всех видов. Для расчета продукции ковыля на 1 м^2 фитоценоза используем дополнительные сведения.

Фитомасса ковыля по площади распределяется в надземной сфере дискретно, в подземной — непрерывно. Корни его распространяются в горизонтальном направлении на 30—40 см от дерновины, в глубь до 120—140 см. Наблюдения показали, что в среднем на 1 м^2 площади фитоценоза встречаются 8 взрослых дерновин *S. rubens* (молодые дерновины мы объединили так, чтобы они по размерам примерно соответствовали взрослой). Из анализа данных табл. 3 следует, что при наибольшем удалении от крупной дерновины масса живых корней *S. rubens* уменьшается не более, чем в 2 раза, а в среднем вне дерновины она на 30 % ниже, чем под дерновиной. Доля живых корней ковыля в зависимости от размера дерновины и удаленности от нее колеблется от 28 до 61 %, в среднем составляя 44 % всей подземной фитомассы. Близкая доля живых корней ковыля (42 % запаса R всех видов) в фазу цветения для слоя 0—20 см была получена при изучении продукции фитоценоза в целом. Оказалось, что с глубиной доля корней ковыля повышается и не зависит от наличия или отсутствия дерновины: в слое 20—40 см она достигает 55 %.

В 1979 г. в надземной сфере фитоценоза образовалось около 400 г/м^2 фитомассы, в подземной с учетом продукции злаков и разнотравья в слое почвы 0—20 см — 1410, в слое 20—60 см — 605, итого 2415 г/м^2 за год. Принимаем, что в фитоценозе подземная продукция пропорциональна запасу живых кор-

ТАБЛИЦА 3

Распределение фитомассы *S. rubens* в фитоценозе разнотравно-красноковыльной степи (г/20×20 см)

Фракция	Повторности				
	1	2	3	4	5
Зеленая масса ковыля	16.3	0.0	0.4	2.3	5.7
Живые подземные органы ковыля R_{stipa}, в том числе	17.3	15.5	9.6	12.5	17.8
корневища	4.3	0.0	0.9	0.3	3.2
корни крупные	8.1	3.0	2.6	3.1	5.8
корни средние и мелкие	4.9	12.5	6.1	9.1	8.8
Подземная масса всех видов, в том числе	53.9	69.7	64.7	57.9	68.4
живая R	30.2	45.8	34.4	29.6	33.8
R_{stipa}/R, %	57	34	28	42	61

Примечание. Повторности: 1 — крупная дерновина № 1 размером 10×10 см находится в центре монолита, содержит 29 генеративных побегов, есть отмершие парциальные кусты; 2 — монолит взят на расстоянии 10—30 см от центра дерновины № 1; 3 — то же, но с противоположной стороны, в монолит вошла одна мелкая дерновина; 4 — монолит взят на расстоянии 30—50 см от центра дерновины № 1 и 20—40 см от центра дерновины № 2, в монолит вошли две мелкие дерновины; 5 — крупная дерновина № 2 размером 8×8 см в центре монолита, содержит 13 генеративных побегов, отмерших парциальных кустов нет.

ней. Тогда прирост корней ковыля в среднем в монолитах без дерновин на 30 % ниже, чем с дерновиной, или равен 21.1 г (70 % от 30.2). На 1 м² фитоценоза располагаются 8 монолитов с дерновиной и 17 без дерновины. Следовательно, прирост подземных органов *S. rubens* в слое почвы 0—20 см равен под дерновинами 241.6 г (30.2×8), вне дерновин — 359.4 (21.1×17), в слое 20—60 см — 332.8 (55 % от 605 г); всего в слое почвы 0—60 см 934 г/м² за год. Прирост зеленой массы ковыля равен 201.6 г/м² (25.2×8). Вся продукция *S. rubens* составила 1135 г/м² за год, или почти половину (47 %) продукции фитоценоза. Таким образом, высокие запас и прирост фитомассы в разнотравно-красноковыльной ассоциации обеспечиваются главным образом доминирующим крупнодерновинным злаком — ковылем красным. Адаптация растений к гидротермическим условиям осуществляется на уровне фитоценоза, о чем свидетельствует, в частности, соотношение продукции надземных и подземных органов, очень близкое для доминанта и всех других видов — 1 : 4.7 и 1 : 5.4 соответственно (для фитоценоза 1 : 5.0).

Главной отличительной особенностью продукционного процесса у злаков, доминирующих в разнотравно-ковылковой ассоциации (ф. 1), является более низкая, чем у *S. rubens*, его интенсивность (рис. 1 и 2). Различия определяются условиями местообитания. Для ф. 1, занимающего верхнюю треть склона, эдафические условия менее благоприятны, чем для расположенного ниже ф. 2: снежный покров тоньше, часть дождевых и снеговых вод скатывается по склону вниз, в результате почва иссушается сильнее, карбонаты подтягиваются выше и содержание их возрастает. Растительный покров более разреженный и комплексный. Выделяются три микроассоциации: разнотравно-ковылковая, типчаково-ковылковая и разнотравно-тонконоговая. Процент занимаемой ими площади в фитоценозе — 60, 30 и 10 соответственно. Дерновины доминантов ковылка и тонконога самостоятельны, а субдоминант — типчак, как правило, поселяется в дерновинах ковылка. Типчаково-ковылковая микроассоциация занимает места с наиболее выраженной карбонатностью почв. В связи с различиями местообитания и фитоценотической роли каждого из доминирующих злаков их продукционные процессы несколько различались.

У *S. lessingiana* весеннее кущение, как и у *S. rubens*, очень слабое, однако вторичное кущение в среднелетний период не отмечалось. По-видимому, летний полупокой у *S. lessingiana* — более закрепленный признак, чем у *S. rubens*. Масса зеленых побегов у ковылка была небольшой и почти постоянной,

с невысоким максимумом в среднелетний период, во время полного развития весенних побегов. Масса живых корней в летний период также изменялась незначительно, но к осени резко возросла. Динамика запасов отдельных подземных органов, как и у *S. rubens*, была различной. Масса корневищ и структурных корней после фаз генеративного цикла (8 VIII) была наименьшей, после позднелетнего кущения она увеличилась. Наиболее динамичной оказалась масса мелких корней, которая в основном и определяла сезонные колебания запасов *R*. В фазу цветения живые корни ковылка составляли 42 % запасов *R* всех растений.

Ритм прироста надземных органов у *S. lessingiana* отличался от *S. rubens* наличием среднелетнего перерыва, ритм прироста подземных органов был однотипным. Причины интенсивного прироста корней в позднелетний период те же, что и для *S. rubens*: наличие молодой фотосинтетически активной зеленой массы, замедленность ростовых процессов в надземной сфере. Продукция за сезон надземных органов взрослой дерновины составила 6.7, подземных в объеме монолита — 18.0 г, или 53 % прироста корней всех видов (такая же доля, как и основного доминанта в ф. 2 *S. rubens*).

Ритм динамики запаса и прироста фитомассы у *Koeleria cristata* был типичным для дерновинных злаков с активным весенне-раннелетним развитием. Наиболее высокий запас зеленой массы отмечался в период цветения, живых корней — в периоды полного весеннего и осеннего кущения. Продукционный процесс характеризовался двумя максимумами: ранне- и позднелетним и летним перерывом. В надземной сфере перерыв отмечался во время плодоношения вида, в подземной — во время колошения и цветения, т. е. наибольшего прироста надземной массы.

Продукция надземных органов дерновины *K. cristata* в среднем равнялась 8.2, подземных в объеме монолита — 18.5 г за сезон (66 % прироста корней всех видов). Доля массы корней тонконога в фазу цветения составляла 43 % запасов *R* всех видов, изменяясь в течение сезона от 28 до 45 %.

Рост субдоминанта *Festuca valesiaca* определялся не только его фенологическим развитием, но в значительной мере регулировался развитием доминанта *Stipa lessingiana*. Динамика запаса и прироста фитомассы типчака почти противоположна динамике ковылка (см. рис. 1 и 2). Продукция дерновины типчака наименьшая среди изучаемых злаков — надземных побегов 5.3, подземных в объеме монолита — 6.1 г за сезон, или 21 % продукции корней всех видов. Близким было и весовое участие живых корней типчака в фазу цветения (23 % запаса *R* всех видов).

Численность доминантов в микроассоциациях высокая: *S. lessingiana* — 40, *Festuca valesiaca* — 36 и *Koeleria cristata* — 24 дерновины на 1 м^2, из них крупных 20, 12 и 16 соответственно. С учетом численности надземная продукция доминантов на 1 м^2 составляла у *Stipa lessingiana* — 134, *Koeleria cristata* — 134, *Festuca valesiaca* — 64 г, подземная, в слое почвы 0—60 см, — 750, 660 и 250 г, вся продукция равнялась 884, 791 и 314 г/м^2 за сезон соответственно. Отношение подземной продукции к надземной в этом ряду определялось величинами 5.6, 5.0 и 4.0. Продукция в ф. 1 равнялась для надземных органов укосным методом 240, подземных методом монолитов — 1280, итого — 1520 г/м^2 за сезон, или в 1.6 раза ниже, чем в ф. 2. Отношение подземной продукции к надземной, равное 5.5, близко к таковому в ф. 2. С учетом площади, занимаемой в фитоценозе каждой микроассоциацией, и встречаемости доминантов участие их в продукции фитоценоза примерно составляет для *Stipa lessingiana* — 55 %, *Koeleria cristata* — 10, *Festuca valesiaca* — 15 %; 20 % приходится на разнотравье. Очень близкое соотношение продукции видов в надземной сфере фитоценоза получено методом укосов.

У полыней вследствие методических трудностей в массе подземных органов учитывали лишь крупные органы: у *Artemisia pontica* — корневища и придаточные корни, у *A. austriaca* — только боковые корни размножения с основаниями корневых отпрысков. Ритм динамики запаса и прироста фитомассы у полыней иной, чем у злаков (Шарашова, 1967; Бажецкая, 1972; Джалилова, 1980), что обусловлено разной биологией видов (рис. 1 и 2). У полыней — растений с одним периодом побегообразования и позднелетним цветением —

динамика запаса и прироста надземных и подземных органов в отличие от злаков характеризовалась одним, лишь позднелетним максимумом. Однако, как и у злаков, наибольший прирост надземной фитомассы отмечали перед цветением видов, в фазу бутонизации, наибольший ее запас — в фазу начала плодоношения. Максимальный прирост корней у *A. pontica* следовал за максимальным приростом надземных органов. Масса крупных подземных органов у *A. austriaca* в течение летнего периода (до 8 VIII) уменьшалась, к осени несколько возросла.

Продукция надземных органов в микроассоциации с *A. pontica* выше, чем с *A. austriaca*, — 162 и 125 г/м² за сезон соответственно. По нашим наблюдениям, *A. pontica* образует куртины в местах с более благоприятными условиями среды, чем *A. austriaca*.

Таким образом, у доминирующих растений ритм прироста и отмирания подземных органов, как и надземных, соответствовал фенологическому развитию вида. У видов ковыля в связи с особенностью образования и длительностью жизни монокарпических побегов ритм прироста в текущем вегетационном сезоне определялся развитием растений и погодными условиями во второй половине предыдущего сезона. У других изучаемых видов, в том числе и мелкодерновинных злаков, эта зависимость значительно слабее. У содоминанта *Festuca valesiaca*, а также у других, входящих в фитоценоз видов, ритм прироста и отмирания фитомассы в подземной сфере в значительной мере регулировался развитием основного доминанта. Динамика запаса и прироста отдельных различающихся по функциям подземных органов у изучаемых растений была неодинаковой. Выявленные нами закономерности динамики запаса и прироста отдельных подземных органов и всей фитомассы у степных злаков в природной обстановке в зависимости от фенологического развития подобны закономерностям, описанным другими исследователями для луговых злаков (Смелов, 1947; Джалилова, 1978, 1980, и др.). Однако в засушливых степных условиях интенсивные приросты надземных и подземных (средние и мелкие корни) органов разделены во времени, в луговых — эти приросты протекают почти одновременно.

Величина запаса и прироста фитомассы у доминирующих видов определялась условиями местообитания, в степях — в первую очередь увлажнением. В экологическом ряду фитоценозов наиболее высокие эти показатели наблюдались у ковыля красного, доминирующего в сообществе с благоприятными условиями среды (табл. 4).

У доминантов одинаковых жизненных форм продукция с увеличением размера и массы особи возрастала. По уменьшению запаса и прироста фитомассы они располагались в следующем порядке: *Stipa rubens* > *S. lessingiana* ⩾ *Koeleria cristata* > *Festuca valesiaca*. Тесная связь между размерами особей

ТАБЛИЦА 4

Основные характеристики продукционного процесса растений-доминантов

	Фитоценоз и виды-доминанты					
	разнотравно-ковылковая степь, ф. 1			разнотравно-красноковыльная степь, ф. 2	полынно-типчаковая степь, ф. 3	
	S. lessingiana	*K. cristata*	*F. valesiaca*	*S. rubens*	*A. pontica*	*A. austriaca*
Запас фитомассы						
G_{max}	3.5	3.1	3.0	13.0	6.0	5.0
R	11.6	8.6	5.6	15.2	—	—
Продукция P^G	6.7	8.2	5.3	25.2	6.3	5.0
P^R	18.0	18.5	6.1	30.2	—	—
P^G/G_{max}	1.9	2.6	1.8	1.9	1.05	1.0
P^R/R	1.6	2.2	1.1	2.0	—	—

Примечание. Запас в г/20×20 см, продукция — в г/20×20 см за год.

и их продукцией выявлена И. В. Кармановой и Н. А. Ильиной (1984) у растений других жизненных форм. Однако эта зависимость не линейна, и в зональном плане она, по-видимому, будет нарушаться.

У злаков с двумя периодами побегообразования надземная продукция превышала максимальный запас зеленой массы (G_{max}) в 1.8—2.6 раза, подземная продукция превышала запас живых корней во время G_{max} в 1.6—2.2 раза (для субдоминанта в 1.1 раза). Высокий прирост фитомассы имел место вследствие неоднократного переобновления листьев и мелких корней. У полыней с одним периодом побегообразования продукция надземных органов почти равна величине G_{max}.

Доминанты в подземной сфере фитоценоза, как и надземной, составляли 42—45 % запаса и 47—55 % прироста фитомассы всех растений. Весовое участие доминанта в подземной фитомассе близко к его участию в надземной лишь в фазу максимального развития вида. В другие фенологические фазы эти показатели существенно меняются. Полученные нами данные подтверждают вывод Н. П. Дружининой (1971) о том, что вид, доминирующий в надземной сфере фитоценоза, доминирует и в подземной.

Таким образом, в целом можно заключить, что сезонный ритм прироста надземной и подземной фитомассы у доминирующих растений определяется фенологическим развитием вида, величина прироста — условиями увлажнения. Во время максимального развития весовое участие доминанта в подземной фитомассе фитоценоза очень близко к его участию в надземной. Высокие запас и прирост фитомассы в разнотравно-красноковыльных степях Северного Казахстана почти наполовину обеспечиваются крупнодерновинным злаком ковылем красным.

ЛИТЕРАТУРА

Бажецкая А. А. Биология доминантов степных и лугостепных фитоценозов северного склона хребта Таласского Ала-Тоо. Фрунзе: Илим, 1972. 142 с. — *Белостоков Г. П.* К побегообразованию плотнокустовых злаков. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 8, с. 1267—1277. — *Беспалова З. Г., Борисова И. В., Попова Т. А.* Особенности фенологических наблюдений в различных зонах СССР. Степная зона. — В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966, с. 55—70. — *Биокомплексные* исследования в Казахстане. Ч. 1 и ч. 2, Л.: Наука, 1969. 627 с. — *Быстрицкая Т. А., Осычнюк В. В.* Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М.: Наука, 1975. 110 с. — *Джалилова А. О.* Опыт применения биолого-морфологического метода при изучении продуктивности злаков. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 3, с. 359—402. — *Джалилова А. О.* Биолого-морфологический анализ отдельных компонентов лугового сообщества. — В кн.: Продуктивность луговых сообществ. Л.: Наука, 1978, с. 72—150. — *Джалилова А. О.* Метод опытного питомника в экспериментальной фитоценологии. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 10, с. 1428—1435. — *Дружинина Н. П.* Продуктивность подземной части в степных растительных сообществах Юго-Восточного Забайкалья. — В кн.: Топологические исследования степного ландшафта. Иркутск: Ин-т геогр. Сибири и Дальнего Востока, 1971, с. 58—67. — *Дружинина Н. П.* Структура и фитомасса степных сообществ. — В кн.: Изучение степных геосистем во времени. Новосибирск: Наука, 1976, с. 75—129. — *Игнатенко И. В., Кириллова В. П., Понятовская В. М.* Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества.— В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. СССР (28 VIII—12 IX 1968). Л.: Наука, 1968, с. 73—78. — *Карманова И. В., Ильина Н. А.* Связь между пространственной структурой и продукцией на разных уровнях организации (особь, ярус, сообщество). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 12, с. 1593—1602. — *Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А.* Степные катены. Новосибирск: Наука, 1985. 115 с. — *Наумов А. В., Шатохина Н. Г.* Дыхательный газообмен растений и его роль в продукционном процессе степного фитоценоза. — Тез. докл. VII делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 359—361. — *Продуктивность* луговых сообществ. Л.: Наука, 1978. 287 с. — *Растительность* степей Северного Казахстана. Сер. III. Геоботаника, вып. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 350 с. — *Ресурсы* биосферы (Итоги советских исследований по Международной биологической программе). Т. 1. Л.: Наука, 1975. 285 с. — *Семенова-Тянь-Шанская А. М.* Динамика степной растительности. М.; Л.: Наука, 1966. 172 с. — *Серебрякова Т. И.* Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, 1956, т. 97, вып. 3, с. 45—120. — *Смелов А. П.* Биологические основы луговодства. М.: Сельхозгиз, 1947. 232 с. — *Татаринова Н. К.* Методика изучения длительности жизни корней у луговых злаков. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 5, с. 678—681. — *Титлянова А. А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, 1977. 219 с. — *Титлянова А. А., Френч Н. Р., Злотин Р. И., Шатохина Н. Г.* Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. — Изв. СО АН СССР, 1983, сер. биол. наук, вып. 2, № 10, с. 9—21. — *Хоанг Тьюнг.* Структура и продуктивность надземной и подземной части

лугово-степного фитоценоза: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1974. 27 с. — *Шарашова В. С.* Структура и ритмика травостоев мелкодерновинных степей и лугостепей Тянь-Шаня. Фрунзе: Илим, 1967. 307 с. — *Шатохина Н. Г.*, *Вагина Т. А.* Чистая первичная продукция в степных, луговых и болотных фитоценозах. — В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука, 1976, с. 256—299. — *Troughton A.* The underground organs of herbage grasses. Commonwealth Bureau of Pastures and Field Crops, 1957, Bul. 44. 163 p.

Сибирский научно-исследовательский институт земледелия и химизации сельского хозяйства, Новосибирск.

Получено 16 IX 1985.

УДК 581.9 : 582.751 (47+57)

Бот. журн., т. 72, № 3

Л. М. Носова, Н. И. Ставрова, Т. В. Черненькова

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ СССР

L. M. NOSOVA, N. I. STAVROVA, T. V. CHERNENKOVA. ECOLOGO-PHYTOCOENOTICAL FEATURES OF GEOGRAPHIC DISTRIBUTION OF *OXALIS ACETOSELLA* (*OXALIDACEAE*) ON THE TERRITORY OF THE USSR

На территории СССР *Oxalis acetosella* является одним из характерных видов травяного покрова евросибирских южно-таежных, европейских широколиственно-еловых, дальневосточных хвойно-широколиственных и восточных вариантов европейских широколиственных лесов, а также горных темнохвойных и широколиственных лесов. Оптимальными для данного вида являются местообитания с умеренно-влажными, достаточно богатыми почвами. Особенности географического распространения и черты экологии *O. acetosella* позволяют отнести этот вид к группе бореально-неморальных.

Oxalis acetosella L. — широко распространенное в лесной зоне северного полушария растение. На территории СССР этот вид часто выступает как доминирующее растение травяного покрова хвойных и лиственных лесов. В схеме эдафо-фитоценотических рядов типов леса, предложенной В. Н. Сукачевым (1928), ельники и сосняки кисличные занимают центральное место, характеризуя умеренно влажные и достаточно богатые элементами минерального питания почвы. Леса, в которых *O. acetosella* является доминантом напочвенного покрова, характеризуются высокой первичной продуктивностью, что позволяет считать этот вид надежным индикатором активно протекающих продукционных процессов. Замечено также, что *O. acetosella* способен заселять нарушенные местообитания, возникшие в результате естественного развития леса (выбросы крота, вывалы деревьев и пр.) и деятельности человека (насыпи, ямы, пни деревьев). В искусственных посадках ели, сосны, пихты и других пород *O. acetosella* также часто включается в состав травяного яруса и нередко образует сплошной покров. Высокая способность растения заселять пространства обусловлена рядом биологических и экологических свойств.

O. acetosella — низкорослое бесстебельное растение высотой около 5 см. Корневая система в виде ползучего корневища с тонкими сосущими корнями приурочена в своей основной массе к подстилке или в случае ее отсутствия — к самому поверхностному слою почвы. Размножается генеративным и вегетативным путями. Цветет с мая (хазмогамные цветки) до июня (клейстогамные цветки). В конце мая в массовом количестве появляются проростки. По данным Г. П. Рысиной (1973), за сезон это растение проходит весь цикл возрастных состояний: от проростков до виргинильного и генеративного.

Растения этого вида способны расти при различных условиях освещения. Для роста в лесу важное значение имеет их теневыносливость. Согласно

В. Г. Карпову (1969), *O. acetosella* может выносить глубокую тень — до 0.7 % освещенности открытого места. Для улавливания лучей прямого и рассеянного света в условиях слабой освещенности у этого вида выработались такие важные приспособления, как способность постоянно изменять ориентацию листьев в соответствии с направлением источника света, формирование конусообразной формы клеток столбчатой паренхимы, изменение числа и размеров хлоропластов, образование большого количества хлорофилла в листьях (Черненькова, 1982), поэтому под сомкнутым пологом деревьев, когда многие травянистые растения гибнут из-за недостатка света, часто происходит образование густого покрова из *O. acetosella*.

Приуроченность рассматриваемого вида к лесным ценозам в значительной мере обусловлена более благоприятными по сравнению с открытым местом условиями микроклимата: отсутствием резких перепадов дневных и ночных температур, более высокими зимними температурами, более поздним таянием снега, отсутствием сильных ветров и инсоляции, сильно иссушающих почву. Это было доказано специальным опытом с пересадкой куртин *O. acetosella* из ельника лещиново-кисличного на луг (почвы — дерново-подзолистые, проточное увлажнение). Благодаря затенителям на опытных площадках были созданы различные условия освещения. После весенне-летне-осеннего сезонов относительно благополучного роста *O. acetosella*, особенно в варианте с сильным затенением, к весне следующего года наблюдали полную гибель вида во всех вариантах опыта (см. таблицу).

Изменение числа листьев *Oxalis acetosella*
в опыте с пересадкой его на луг (площадки 50×50 см²)

Дата учета	Число листьев при освещенности, в процентах от открытого места				
	5	10	25	50	100
11 V 1978	236	220	257	237	339
10 X 1979	239	231	280	288	61
Изменение числа листьев	+3	+11	+23	+51	−278

Рост *O. acetosella* в большой мере определяется условиями минерального питания, и прежде всего азотного. Состав и мощность подстилки имеют особенно важное значение для этого растения. Глубокая и рыхлая подстилка, способная задерживать тепло и влагу, наиболее благоприятна для развития корневой системы *O. acetosella*. Наличие на поверхности почвы неразложившейся отмершей растительной массы в виде подстилки, пней, упавших стволов и т. п. является одним из важных факторов, благоприятствующих инвазии *O. acetosella* в сообщества. О большой скорости распространения этого вида могут свидетельствовать наши двулетние наблюдения в ельнике зеленомошном: за один год поверхность, занятая *O. acetosella*, увеличилась в 2 раза (рис. 1).

Высокая активность вегетативного и генеративного возобновления, функциональная лабильность, обеспечивающая перестройку физиологического аппарата при изменении экологических условий, определили современный обширный ареал *O. acetosella*, охватывающий равнины и горы Европы, Азии, Северной Америки (Meusel, 1965).

На территории Советского Союза ареал этого вида (рис. 2) в виде суживающейся полосы протягивается от западных границ до побережья оз. Байкал. В Забайкалье *O. acetosella* отсутствует и появляется в лесах Дальнего Востока и о. Сахалин. На юге европейской части СССР обособленный контур ареала приурочен к горам Кавказа. Единичные находки *O. acetosella* отмечены на Камчатке и Курильских островах. Уникальным является местонахождение этого вида в долине р. Хатанги, севернее 70° с. ш.

Самые северные находки *O. acetosella* на европейской территории СССР относятся к подзоне северной тайги. На Кольском п-ове этот вид, по

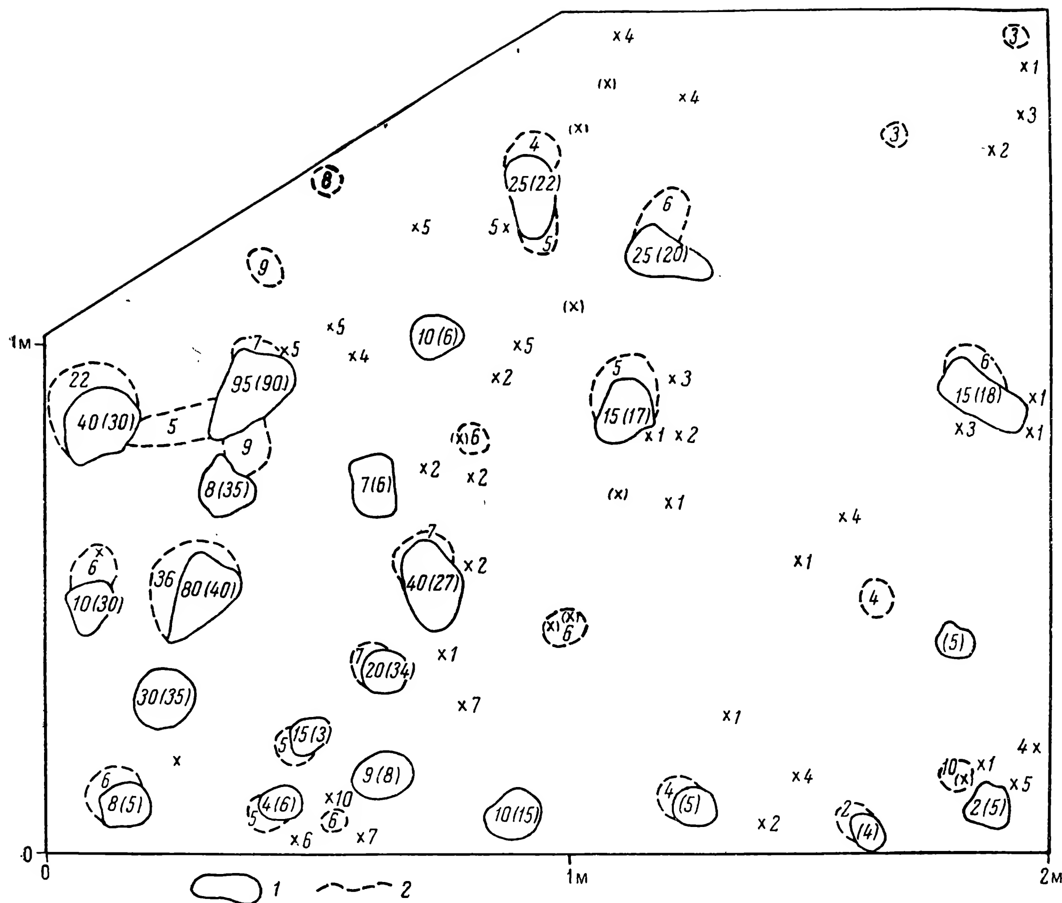


Рис. 1. Увеличение площади популяции *Oxalis acetosella* в ельнике кисличном в 1979 г. по сравнению с 1978 г.

1 — контур куртин *O. acetosella* в 1978 г.; *2* — увеличение площади, занятой куртинами *O. acetosella*, в 1979 г. *Цифры* показывают число листьев кислицы в 1979 г. (в скобках — в 1978 г.); единичные проростки кислицы: *косой крестик* — в 1979 г., *крестик в скобках* — в 1978 г.

Ю. Д. Цинзерлингу (1932), встречается как флористическая редкость. Единичные находки приурочены к юго-западной оконечности полуострова (Кузенева*, 1957[1] и др.). Здесь этот вид встречается в покрове елового леса в долине ручья на торфянистой почве. Немногочисленные экземпляры *O. acetosella* тяготеют к наиболее повышенным элементам микрорельефа (Салазкин, 1936).

В центральной части северотаежной подзоны *O. acetosella* принимает более широкое участие в травяно-кустарничковом покрове еловых лесов, но на водоразделы по-прежнему не выходит. А. А. Корчагин (1956) описывает ассоциации с *O. acetosella*: ельник травяно-черничный, ельник крупнопапоротниковый и более редкую — ельник кислично-разнотравный. Восточнее *O. acetosella* по-прежнему встречается только в долинных и пойменных ельниках. В условиях сильной заболоченности повышенные элементы микрорельефа — наиболее характерные местообитания вида.

На территории Западно-Сибирской низменности в северотаежной подзоне *O. acetosella* — очень редкое растение. Его находки сосредоточены в полосе темнохвойных лесов, примыкающих к Уралу, и в долине р. Оби у г. Березова.

В пределах среднетаежной подзоны *O. acetosella* — более обычное растение. В южной Карелии в наиболее благоприятных условиях на богатых дренированных почвах южных склонов этот вид иногда даже доминирует в травяно-

[1] Здесь и далее находки *O. acetosella* по данным гербариев БИН АН СССР и МГУ. Здесь и далее звездочки поставлены у фамилии коллектора.

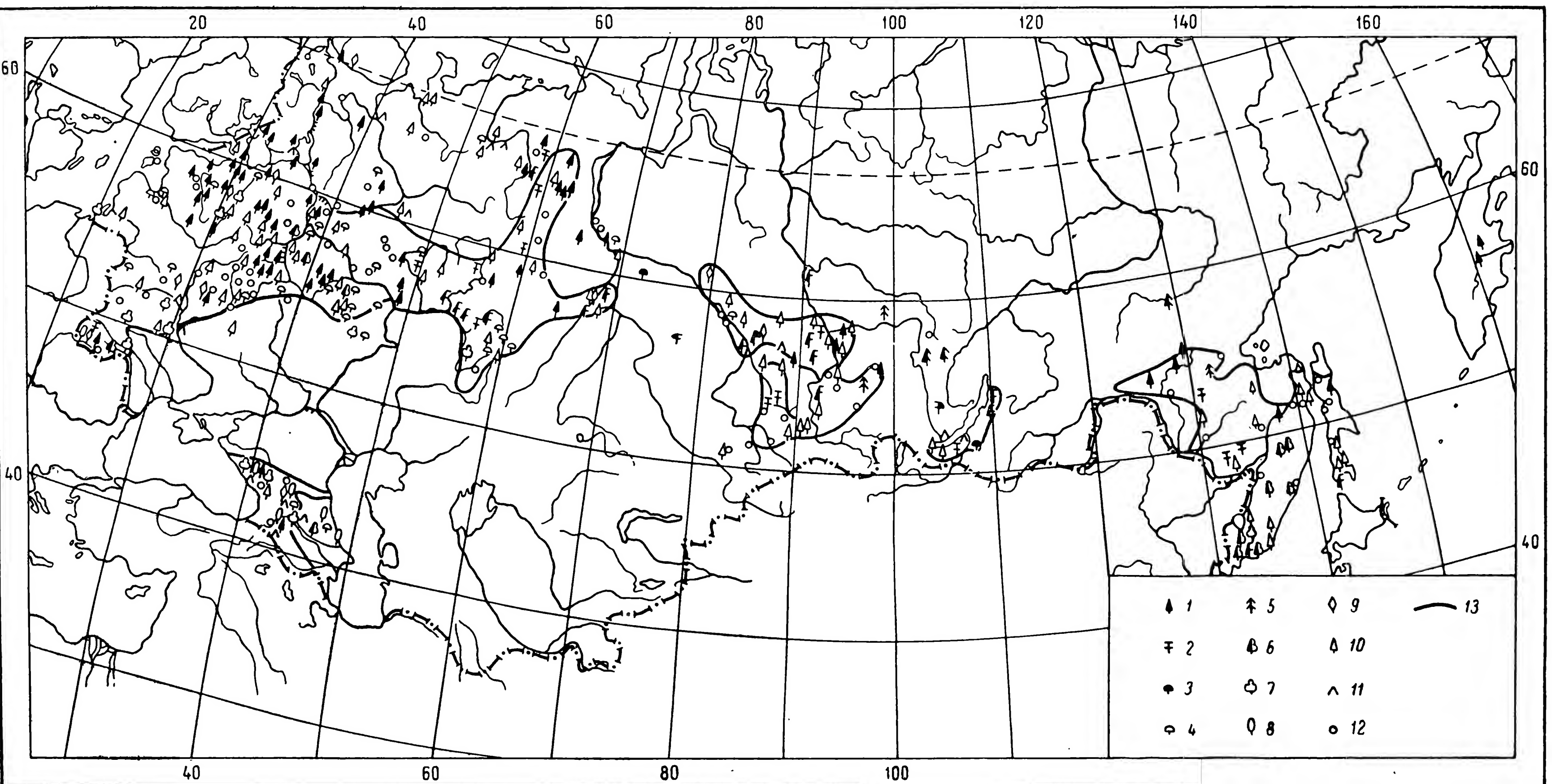


Рис. 2. Ареал *Oxalis acetosella*.

Леса: *1* — еловые, *2* — пихтовые, *3* — кедровые, *4* — сосновые, *5* — лиственничные, *6* — смешанные, *7* — широколиственные, *8* — буковые, *9* — мелколиственные, *10* — без указания породы, *11* — кустарники, *12* — неизвестные местообитания, *13* — область эколого-фитоценотического оптимума.

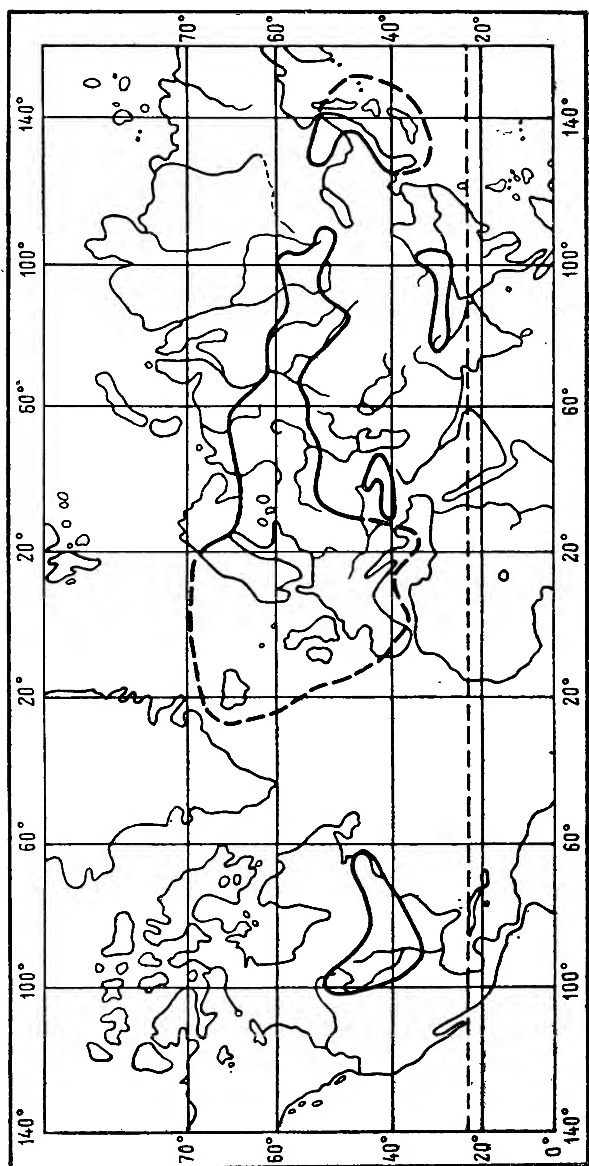


Рис. 2 (*продолжение*).

кустарничковом покрове еловых и сосновых лесов (Усков, 1930). По данным К. Н. Солоневич (1936), *O. acetosella* встречается в этом районе в покрове ельника травяно-черничного, туснично-черничного, а также в ельнике-логе и ельнике разнотравном.

В Вологодской области рассматриваемый вид — один из компонентов травяно-кустарничкового покрова ельников черничного и травяно-зеленомошного, а при избыточном увлажнении в ельниках травяно-болотном и таволговом занимает вершины микроповышений. Очень редко в верхних частях склонов, в условиях хорошего дренажа и богатых почв, встречается ельник кислично-разнотравный.

В восточной части среднетаежной подзоны на территории европейской части *O. acetosella* отмечается в травяном покрове ельников и пихтарников папоротниково-кисличных, развитых на богатых почвах с проточным увлажнением.

В подзоне средней тайги Западной и Восточной Сибири *O. acetosella* изредка встречается в покрове темнохвойных лесов, приуроченных к наиболее повышенным участкам водоразделов и долинам рек. В бассейне р. Конды, согласно Б. И. Городкову (1912), этот вид растет под пологом елово-пихтово-кедровых лесов с густым моховым покровом и редкими травами. На наиболее сухих участках водоразделов и в поймах рек *O. acetosella* встречается также в кедровниках брусничных и хвощевых (Поварницын, 1944). В долине р. Подкаменной Тунгуски рассматриваемый вид отмечен в покрове елово-пихтовых зеленомошных лесов (Толмачев*, 1932). На водоразделе Ангара—Подкаменная Тунгуска встречаются елово-кедрово-лиственничные леса с *O. acetosella* и *Mitella nuda* (Лащинский, 1964). Приенисейская часть водораздела Подкаменной и Нижней Тунгуски представляет собой северо-восточную окраину европейско-сибирской части ареала *O. acetosella*, который встречается в темнохвойных лесах вдоль этих рек и на территории, примыкающей к Енисею.

В пределах европейской подзоны южной тайги рассматриваемый вид распространен довольно широко и составляет обычный компонент травяного покрова темнохвойных лесов. В западной части, по данным Ю. Д. Цинзерлинга (1932), весьма характерной является ассоциация ельника кислично-зеленомошного, приуроченная к богатым, хорошо дренированным почвам. Еловый древостой — высокого бонитета. Нередко отмечается и ассоциация Piceetum oxalidoso-myrtillosum (Корчагин*, 1926). Участие *O. acetosella* характерно также и для травяного покрова сложных ельников — ясеневого и липового, развитых на наиболее плодородных, хорошо дренированных почвах.

В пределах Ярославского Поволжья *O. acetosella* доминирует в еловых лесах субнеморального типа, приуроченных к дерново-подзолистым суглинистым почвам полого-волнистых равнин (Богачев, 1964). Восточнее, в Приветлужье, *O. acetosella* встречается в чистых ельниках кисличных и сложных ельниках с широколиственным подлеском и неморальным разнотравьем (Смирнова, 1936). Последний тип распространен значительно шире и развивается на равнинах и пологих склонах с суглинистыми почвами. В Заветлужье *O. acetosella* обычна в покрове ельников липового, ильмового и папоротниково-травяного (Соколов, 1931). Последние два типа приурочены к долинам мелких ручьев и речек, в наиболее повышенных частях долин встречаются ельники кислично-ильмовые. В Пермской обл. этот вид — характерный компонент елово-пихтово-липовых и елово-пихтовых зеленомошных лесов (Таскаева, 1943).

Наибольшее число находок *O. acetosella* на территории Западной Сибири сосредоточено в южно-таежной подзоне. Этот вид был отмечен Н. И. Кузнецовым* (1912) в пихтово-елово-кедровых лесах Нарымского края. Нередко он встречается и в пихтовых черневых лесах Томской обл. (Кучеровская*, 1913). Согласно Г. В. Крылову (1950), на Обь-Томском плато и в бассейнах рек Васюган, Иртыш и Демьянки этот вид обычен в покрове пихтачей майниково-кисличных и хвощово-мшистых. В. В. Ревердатто (1927) отмечает в Мариинско-Чулымском регионе пихтово-кедрово-еловые леса со значительным участием *O. acetosella* и *Mitella nuda*. В Бирюсинском р-не *O. acetosella* доминирует в покрове пихтовых зеленомошно-кисличных и еловых кислично-осоковых

лесов. Кроме того, этот вид встречается здесь в пихтачах осоковых и ельниках вейниковых и зеленомошных. В Ангаро-Илимском крае С. С. Ганешин * (1911) отмечает участие *O. acetosella* в покрове еловых лесов с кедром и лиственницей. Сходные ценозы Г. А. Боровиков (1913) описал в Заангарье. В Прибайкалье это растение произрастает преимущественно на юго-восточном побережье в покрове пихтовых и елово-пихтовых лесов.

Как показывает карта ареала *O. acetosella*, на территории европейской части СССР этот вид наиболее широко распространен в подзоне широколиственно-хвойноподтаежных лесов. В северо-западной части подзоны, в Эстонии, по данным М. М. Маргуса с соавторами (1966), на свежих супесчаных и суглинистых почвах *O. acetosella* нередко является доминантом в покрове еловых лесов. На территории Латвии в пределах Северо-Западного Видземского поднятия П. Сарма (1961) считает кисличный тип лесопроизрастания господствующим. В этом районе и на Приморской низменности ельники кисличные развиваются на богатых дерново-подзолистых почвах. К моренным повышениям приурочены ельники кисличные, более бедные по видовому составу (Галениеце, Табака, 1964).

O. acetosella — характерный компонент лесных ценозов на территории Белоруссии. Самый распространенный тип еловых лесов республики, составляющий около половины ельников, ельник кисличный. Нередко *O. acetosella* занимает господствующее положение в травяном покрове хвойно-широколиственных лесов со значительным участием в древостое *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*. Эти леса характерны для центральных районов Белоруссии. В Полесье обычны широколиственно-черноольховые леса с *O. acetosella*, отличающиеся особой насыщенностью неморальными видами. На наиболее богатых почвах в условиях пониженных форм рельефа на севере и в плакорных местообитаниях на юге *O. acetosella* нередко доминирует в широколиственных лесах. Более половины елово-грабово-дубовых лесов Белоруссии представлены кислично-снытевым типом («Растительный покров Белоруссии», 1969).

В пределах Калужской, Смоленской и Брянской областей *O. acetosella* принимает участие в травяном покрове самых различных ценозов. Этот вид доминирует в покрове сосняков кисличных и кислично-черничных, развитых на дренированных супесчаных и легкосуглинистых почвах. В древостое этих ценозов отмечается участие ели. В центральных районах подзоны смешанных лесов, согласно С. Ф. Курнаеву (1968), *O. acetosella* является постоянным компонентом травяного покрова смешанных елово-липовых и дубово-елово-липовых лесов. Подобные леса с широкотравьем и *O. acetosella* Е. Л. Любимова (1957) описала на Клинско-Дмитровской возвышенности. На южном пологом склоне возвышенности ельники с покровом из *O. acetosella* абсолютно доминируют среди еловых ценозов. Здесь отмечается большое разнообразие ассоциаций от ельников кисличных со сплошным моховым покровом и таежным мелкотравьем до ельников липово-кисличных, волосистоосоково-кисличных и др.

Большое участие *O. acetosella* принимает в травяном покрове еловых лесов Владимирской обл., нередки здесь также сосняки кисличные с елью во втором ярусе (Жуков, Шиманюк, 1966).

На северо-востоке Татарии *O. acetosella* обычен в травяном покрове пихтово-еловых лесов, развивающихся на склонах логов или на водоразделах, где почвы подстилаются породами тяжелого механического состава. Наиболее характерной ассоциацией, по В. С. Порфирьеву (1950), является Abiegno—Piceetum oxalidoso—nemorosum, которую автор считает основной зональной широколиственно-хвойной ассоциацией востока европейской части СССР. В местах лучшего увлажнения, на террасах логовых тальвегов, Порфирьев отмечает ассоциацию Abiegno—Piceetum nemoroso—oxalidosum.

Южная граница ареала *O. acetosella* на европейской территории СССР проходит через подзону широколиственных лесов. На юге Белоруссии этот вид принимает еще довольно значительное участие в покрове широколиственных и сосново-широколиственных лесов. Он является доминантом в покрове дубрав грабово-кисличных, распространенных на богатых и свежих суглинистых и супесчаных почвах. Это сложные высокопроизводительные ценозы с хорошо развитым подлеском и насыщенным широкотравными элементами травяным

покровом. В понижениях с повышенным, но проточным увлажнением *O. acetosella* встречается в широколиственно-черноольховых лесах, наиболее распространенным типом которых является ясенево-черноольхово-кисличный («Растительный покров Белоруссии», 1969).

На территории Подольской возвышенности *O. acetosella* нередко доминирует в буковых лесах с богатым подлеском (Гринь, 1950). М. И. Косец (Косець, 1948) описывает на территории западной Подолии буковые леса типа Fagetum oxalidosum и смешанные леса Fageto—Pinetum vaccinioso—oxalidosum, развивающиеся на почвах, подстилаемых богатыми породами.

Надо отметить, что южная граница ареала *O. acetosella* на востоке европейской части СССР проходит значительно севернее, чем на западе. Самые южные находки в восточной части европейской территории отмечены в Пензенской обл. в липовом лесу Красноармейского лесхоза и в сосновом лесу близ г. Сосновоборска. Они приурочены к пониженным местообитаниям, отличающимся хорошим увлажнением почв.

O. acetosella — обычный компонент травяного покрова горных темнохвойных и широколиственных лесов. Очень характерен этот вид для пихтовых и буковых лесов Карпат. Особенно часто он встречается в покрове буковых лесов (Попов, 1949; Иваненко, 1961). Нередко в нижних частях склонов, по ущельям и балкам развиваются буковые леса с преобладанием в покрове *O. acetosella* — Fagetum oxalidosum, Fagetum oxalidoso—filicosum и др. В верхней части пояса широколиственных лесов *O. acetosella* часто играет ведущую роль в покрове смешанных елово- и пихтово-буковых насаждений, развитых на бурых горно-лесных почвах, нередко щебнистых. В верхнем лесном поясе этот вид встречается реже, несмотря на то что здесь господствуют еловые леса.

На Кавказе *O. acetosella* обычен в покрове темнохвойных и буковых лесов, развитых на пологих склонах на свежих и влажных почвах (ельник кисличный, пихтарник ясменниково-кисличный). По данным Н. А. и Е. А. Буш (1936), этот вид встречается почти во всех типах буковых лесов Юго-Осетии и нередко выступает одним из доминантов. Наиболее обилен он в покрове букняков ясменниковых, несколько меньше распространен в букняках овсянницевых и папоротниковых. В пределах субальпийского пояса *O. acetosella* приурочен к зарослям рододендрона кавказского *Rhododendron caucasicum* Pall. (Гроссгейм*, 1948).

На Полярном Урале, по данным В. Б. Сочавы (1927), *O. acetosella* встречается единично, в покрове ельников с березой типа Hypnopiceetum betulosum, приуроченных к долинам рек и ручьев. В лесном поясе Северного Урала наиболее распространенные ассоциации с *O. acetosella* — ельник черничный, пихтарник борцовый и елово-пихтовые чернично-мелкотравные леса. Согласно П. Л. Горчаковскому (1959), *O. acetosella* характерен для темнохвойных лесов Среднего Урала. В северной его части на каменистых склонах гор и увалов он доминирует в покрове кедровников кислично-разнотравных. На суглинистых умеренно богатых почвах в долинах рек и на пологих склонах *O. acetosella* обычен в покрове ельников кислично-разнотравных, а в южных районах на хорошо увлажненных богатых почвах нередки пихтачи кислично-мелкотравные и кислично-разнотравные. На Южном Урале *O. acetosella* является обычным растением и часто доминирует в пихтовых и елово-пихтовых лесах (Крашенинников, Кучеровская-Рожанец, 1941). Встречается этот вид и в сосновых лесах Южного Урала, но участие его в травяном покрове широколиственных лесов незначительно (Горчаковский, 1972).

O. acetosella является обычным растением и в горах Южной Сибири. Особенно широко он распространен в пихтовых лесах среднегорных поясов Алтая, Кузнецкого Алатау, Салаирского Кряжа, Саян. На горных плато и в седловинах на высоте 400—600 м над ур. м. этот вид встречается в покрове пихтачей рябиново-борцово-разнотравных, а на Салаире — в пихтачах рябиново-мелкопапоротниковых (Крылов, 1950). На Алтае, по данным А. В. Куминовой (1960), *O. acetosella* отмечен в пихтово-кедровых мелкопапоротниковых лесах. Нередок этот вид и в черневой тайге, где в травяном покрове много неморальных элементов. Куминова отмечает небольшое участие *O. acetosella* в липовых лесах Кузнецкого Алатау.

Значительное число находок рассматриваемого вида обнаружено на Даль-

нем Востоке. В этом регионе *O. acetosella* наиболее часто встречается в смешанных хвойно-широколиственных лесах. По данным И. П. Щербакова (1953), в южном Приморье этот вид наиболее характерен для кедровников с грабом папоротниково-кисличных и кедровников с елью и пихтой разнотравно-кисличных, а в самых южных районах — для чернопихтарников с кедром папоротниково-кисличных. Обычно эти леса развиваются на пологих склонах, в условиях хорошего дренажа. В лесах западного склона Сихотэ-Алиня участие *O. acetosella* невелико. Здесь этот вид отмечается в кедровниках осоковых, щитовниковых, кустарниковых, зеленомошных, приречных (Дылис, Виппер, 1953). Более обычен *O. acetosella* в еловых лесах, но обилие его, как правило, невелико. В отличие от неморальных восточно-европейских ельников, где рассматриваемый вид часто является доминантом травяного покрова, в ельниках неморального типа на Сихотэ-Алине участие *O. acetosella* весьма скромное. Более обилен он в ельнике долинном. В лесах восточного склона Сихотэ-Алиня *O. acetosella* распространен шире, здесь он часто встречается в горных пихтово-еловых папоротниковых лесах (Колесников*, 1938).

Находки *O. acetosella* на Сахалине приурочены в основном к елово-пихтовым лесам, чаще с покровом из *Dryopteris amurensis*, реже — зеленомошным (Кабанов*, 1940). На Курильских островах Е. И. Егорова * (1964) отметила *O. acetosella* в составе сообществ с участием бамбука.

Самые северные находки *O. acetosella* в районе Дальнего Востока обнаружены на Камчатке в еловых зеленомошных лесах, но обилие его здесь невелико (Манько, Ворошилов, 1978).

Анализ географического распространения и эколого-фитоценотической приуроченности *O. acetosella* на территории СССР показал, что этот вид представляет собой характерный элемент травяного покрова сообществ евросибирских южнотаежных, европейских широколиственно-еловых, дальневосточных хвойно-широколиственных и восточных вариантов европейских широколиственных лесов; в горах Карпат, Кавказа, Урала, Алтая, Кузнецкого Алатау, Салаирского Кряжа, Саян, Сихотэ-Алиня — поясов темнохвойных и широколиственных лесов. В этих лесах со значительным участием неморальных элементов в травяном покрове, подлеске и часто в древесном ярусе *O. acetosella* встречается в различных местообитаниях, отличающихся хорошим дренажем — пологих склонах, дренированных водоразделах, речных террасах и пр. Здесь на гумусированных суглинистых и глинистых почвах, иногда на супесчаных, подстилаемых суглинками, обычно с развитой подстилкой, этот вид часто является доминантом травяного покрова, образуя ельники, пихтарники, сосняки, букняки кисличного типа. Эти пространства доминирования *O. acetosella* в плакорных местообитаниях можно выделить как область эколого-фитоценотического оптимума данного вида (рис. 2). Севернее и южнее этой области *O. acetosella* обычно не встречается на водоразделах, он распространен в тех местообитаниях, которые характеризуются более благоприятными условиями температуры, влажности и трофности почв.

Эти черты географии и эколого-фитоценотической приуроченности *O. acetosella* существенно выделяют этот вид среди типичных представителей бореального комплекса, первично связанных с лесами таежного типа. В противоположность широко распространенной трактовке В. В. Алехина (1950), А. И. Толмачева (1954) и других, которые относили *O. acetosella* к бореальным видам, ряд исследователей выделяют особую группу неморально-бореальных (суббореальных) видов, связанных с наиболее благоприятными местообитаниями в таежной зоне и наиболее характерных для полосы современных широколиственно-хвойных лесов (Сочава, 1946; Васильев, 1958; Ниценко, 1961; Игошина, 1964; Walter, Straka, 1970). По мнению указанных авторов, формирование этих видов происходило в аркто-третичных смешанных лесах. При этом несомненно, что становление *O. acetosella* происходило в условиях более мягкого климата, чем климат большей части современной области распространения хвойных лесов. Вторичная ассимиляция этого вида распространившимися на равнинах Евразии темнохвойными и широколиственными лесами происходила позднее, видимо, наиболее активно в Днепровско-Валдайское межледниковье и в раннем голоцене, когда многие элементы тургайского комплекса широко распространились на

пространствах Евразии. Здесь под пологом хвойных и лиственных лесов проявились потенциальные ценотические возможности *O. acetosella* как доминанта травяного покрова лесных ценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. География растений (основы фитогеографии, экологии и геоботаники) М.: Учпедгиз, 1950. 420 с. — *Богачев В. К.* Зональное положение и ботанико-географическое районирование Ярославского Поволжья. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 12, с. 1725—1750. — *Боровиков Г. А.* Очерк растительности Западного Заангарья. — Тр. почвенно-ботанических исследований колонизационных районов Азиатской России, 1913, т. 2, вып. 5, с. 1—76. — *Буш Н. А.*, *Буш Е. А.* Растительный покров восточной части Юго-Осетии и его динамика.— Тр. СОПС, сер. Закавказская, 1936, вып. 18, с. 1—263. — *Васильев В. Н.* Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. — Материалы по истории флоры и раст., вып. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 361—458. — *Галениеце М. П.*, *Табака Л.* Растительный покров северо-западной Латвии. — В кн.: Растительность Латвийской ССР. Сб. 4. Рига: Изд-во АН ЛатвССР, 1964, с. 96—128. — *Городков Б. И.* Очерк растительности низовьев реки Конды. — Ежегод. Тобольск. губ. музея, 1912, вып. 20, с. 1—62. — *Горчаковский П. Л.* Темнохвойная тайга Среднего Урала. — В кн.: Материалы по классификации растительности Урала. Свердловск: Изд-во Урал. фил. АН СССР, 1959, с. 18—22. — *Горчаковский П. Л.* Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с. — *Гринь Ф. О.* Нарис лісовоі рослинності Тернопільскоі областіі. — Бот. журн. АН УССР, 1950, т. 7, № 4, с. 43—51. — *Дылис Н. В.*, *Виппер П. Б.* Леса Западного склона Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1953. 333 с. — *Жуков А. Б.*; *Шиманюк А. П.* Леса Владимирской области. — В кн.: Леса СССР, т. 2. М.: Наука, 1966, с. 314—328. — *Иваненко Б. И.* Типы лесов Закарпатской области УССР. — Сообщ. Лаб. лесовед. АН СССР, 1961, вып. 4, с. 1—51. — *Игошина К. Н.* Растительность Урала. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1964, вып. 16, с. 83—230. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 335 с. — *Косець М. І.* Букові ліси Західного Поділля. — Бот. журн. АН УССР, 1948, т. 4, № 3—4, с. 101—112. — *Корчагин А. А.* Еловые леса Западного Притиманья в бассейне реки Мезенской Пижмы (их строение и возобновление). — Учен зап. ЛГУ, № 213, Сер. геогр. наук, вып. 11, 1956, с. 111—239. — *Крашенинников И. М.*, *Кучеровская-Рожанец С. Е.* Растительность Башкирской АССР. — В кн.: Природные ресурсы Башкирской АССР, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 154 с. — *Крылов Г. В.* Березовые леса Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1950. 202 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Курнаев С. Ф.* Основные типы лесов средней части Русской равнины. М.: Наука, 1968. 355 с. — *Лащинский Н. И.* Темнохвойные и мелколиственные леса приангарской части Енисейского кряжа. — В кн.: Растительный покров Красноярского края, вып. 2. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1964, с. 69—119. — *Любимова Е. Л.* Очерк растительности природных районов Московской области. — Тр. ИГАН СССР, 1957, т. 71, с. 42—82. — *Манько Ю. И.*, *Ворошилов В. П.* Еловые леса Камчатки. М.: Наука, 1978. 255 с. — *Маргус М. М.*, *Р. А. Сепп*, *Х. С. Валк и др.* Леса Эстонской ССР. — В кн.: Леса СССР. Т. 2. М.: Наука, 1966, с. 5—41. — *Махатадзе Л. Б.* Темнохвойные леса Кавказа. М.: Лесн. пром-сть, 1966. 158 с. — *Ниценко А. А.* К вопросу о генезисе типов растительного покрова. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 10, с. 1446—1464. — *Поварницын В. А.* Кедровые леса СССР. Красноярск: Изд-во Сиб. лесотехн. ин-та, 1944. 220 с.— *Попов М. Г.* Очерк растительности и флоры Карпат. М.: Изд-во МОИП, 1949. 303 с. — *Порфирьев В. С.* К познанию пихтовых лесов Татарской АССР. — Учен. зап. Казанск. пед. ин-та, 1950, вып. 5, с. 17—33. — *Растительный* покров Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1969. 175 с. — *Ревердатто В. В.* Краткий очерк почв и растительности Томского округа и прилегающих районов. — Тр. об-ва изучения Томского края, вып. 1, 1927, с. 1—28. — *Рысина Г. П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 215 с. — *Салазкин А. С.* Очерк растительности бассейна р. Умбы. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1936, вып. 3, с. 63—139. — *Сарма П.* Лесотипологическое районирование в Латвийской ССР и географический ландшафт. — Учен. зап. ЛГУ, 1961, т. 37, с. 289—296. — *Смирнова А. Д.* К вопросу о структуре еловых лесов Приветлужья. — Учен. зап. Горьков. ун-та, 1936, вып. 5, с. 119—134. — *Соколов С. Я.* Типы леса Баковско-Варнавинского учебно-опытного леспромхоза. — В кн.: Природа и хозяйство учебных леспромхозов Ленинградской лесотехнической академии, вып. 2. М.; Л.: Лесн. пром-сть, 1931, с. 115—251. — *Солоневич К. Н.*, *Солоневич Н. Г.* Геоботанический очерк района между ст. Кивач и Кяппсельга Кировской ж. д. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1936, вып. 3, с. 395—459. — *Сочава В. Б.* Ботанический очерк лесов Полярного Урала от р. Нельки до р. Хулги.— Тр. Бот. музея АН СССР, 1927, вып. 21, с. 1—78. — *Сочава В. Б.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза манчжурского смешанного леса. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности, вып. 2, 1946, с. 283—320. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). М.; Л.: Книга, 1928. 232 с. — *Таскаева Н. Я.* К познанию лесов средней части Молотовской области. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 6, с. 248—255. — *Толмачев А. И.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 155 с. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Усков С. П.* Типы лесов Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР,

1930. 87 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. — Тр. Геоморф. ин-та, сер. физ. географ., 1932, № 4, с. 1—376. — *Черненькова Т. В.* Влияние эколого-фитоценотических факторов на кислицу обыкновенную (*Oxalis acetosella* L.). — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 5, с. 59—66. — *Щербаков И. П.* Возобновление в основных типах леса Южного Приморья. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 124 с. — *Meusel H.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. Jena, 1965. 583 p. — *Walter H.*, *Straka H.* Arealunde Floreistischhistorisch. Geobotanic, Stuttgart, 1970. 340 p.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР,
Москва,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 IV 1984.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 561 : 582.394.754 (470.326)+(—925.11/.16)

П. И. Дорофеев

НОВЫЕ ВИДЫ *SALVINIA* (*SALVINIACEAE*) ИЗ ТРЕТИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ТАМБОВСКОЙ ОБЛАСТИ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

P. I. DOROFEEV. THE NEW SPECIES OF *SALVINIA* (*SALVINIACEAE*) FROM TERTIARY DEPOSITS IN TAMBOV REGION AND WEST SIBERIA

По ископаемым мегаспорам описываются 13 новых ископаемых видов рода *Salvinia* и обсуждаются их родственные отношения.

Мегаспоры вымерших видов рода *Salvinia* довольно часто и в большом количестве встречаются в третичных отложениях Тамбовской обл. и Западной Сибири. Бо́льшая часть этих видов резко отличается от современных обоеполыми сорусами (с мега- и микроспорангиями в одном сорусе). У всех современных видов *Salvinia* сорусы раздельные (только с мегаспорангиями или только с микроспорангиями).

Отдельные мегаспоры ископаемых сальвиний также отличаются от современных по величине, общей форме и мелкими деталями, поэтому и биология вымерших сальвиний не могла быть даже близкой к биологии современных, поскольку генеративные их органы резко различаются. Более или менее сходные с ископаемыми мегаспоры имеются лишь у далеких тропических и субтропических видов современной флоры.

По размеру и форме мегаспор в роде *Salvinia* различаются 2 секции: *Salvinia* (*Eusalvinia*) и *Cerebrata* Dorof. (Дорофеев, 1963). Если среди ископаемых видов секции *Salvinia* преобладают виды с обоеполыми сорусами, то у большей части видов *Salvinia* секции *Cerebrata* сорусы раздельные. Однако при этом видов этой секции было очень много во флорах разного возраста и они показывают исключительное разнообразие форм, которое значительно перекрывает изменчивость немногих современных видов этой секции.

Все описанные ниже новые виды принадлежат к секции *Salvinia*.

Salvinia tenera Dorof. sp. nov.
(табл. I, *7—16*)

Голотип: Вольная Вершина Тамбовской обл., скв. 13, гл. 71—73, миоцен, БИН № 411, табл. I, *14*.

Мегаспоры 0.6—0.75×0.3—0.45 мм, булавовидные, согнутые, реже эллипсоидальные, прямые. Верхушка небольшая, обособленная, лопасти закругленные или треугольные, редко с ушками в основании. Середина или только верхняя часть близ верхушки несколько расширена. Основание сужено, слабо обособлено, иногда почти закругленное. Поверхность лопастей матовая или шероховатая, редко с недоразвитыми бугорками, белая или желтоватая. Середина белая, иногда слегка голубоватая, с округлыми или продолговатыми, низкими бугорками, расположенными радиально вокруг небольших звездчатых, всегда погруженных площадок, или беспорядочно. Поверхность основания белая, гладкая или с более мелкими бугорками. Сорусы у этого вида скорее однополые, так как в типовой коллекции есть обломки только микросорусов, а все мегаспоры одиночные.

Мегаспоры этого вида встречены только на юге, в скважинах, пробуренных в Уваровском р-не. Флоры нижних горизонтов этих скважин кажутся несколько более древними, чем в северных районах, но, возможно, это лишь особенность южных флор. Вид очень своеобразен и, возможно, более древний среди всех описанных. Некоторые его мегаспоры близки по форме к мегаспорам олигоценового западно-сибирского вида *S. aspera* (табл. I, *1—6*; см. рис. 4, *1—10*), но последние мельче, в основном с ровной поверхностью. Есть сходство и с мегаспорами другого западно-сибирского вида *S. clavata* (табл. I, *17—24*; см. рис. 5, *4—8*), описанного из раннего миоцена, но у этого вида в целом иная общая форма и особая скульптура поверхности.

Salvinia tambovica Dorof. sp. nov.

(табл. III, *16—24*; рис. 1, *11—18*)

Голотип: Селезни Тамбовской обл., скв. 91, гл. 38—40, миоцен, БИН, № 403, табл. III, *19*; рис. 1, *14*.

Сорусы обоеполые (мегаспорангии и массулы в одном сорусе). Мегаспоры 0.55—0.71×0.36—0.47 мм, эллипсоидальные, реже несколько расширенные в верхней или нижней половинах, все слегка согнутые. Верхушка слабо обособлена, лопасти полукруглые или сердцевидные. Середина незначительно расширена, иногда с 2—3 нечеткими гранями на вогнутой стороне, где располагаются большие или маленькие звездчатые площадки с ямчатыми серединами и короткими радиальными морщинами по краям, часто замещенными рядами бугорков. Редко встречаются экземпляры, на боках которых видны глубокие волнистые ложбинки, соединяющие звездчатые площадки. Основание закругленное или суженное до тупоклиновидного, иногда слегка загнутое. Поверхность мегаспор бугорчатая, бугорки большие, округлые и продолговатые, располагаются радиально у звездчатых площадок или свободно, в основании бугорки мельче, на верхушке они больше, особенно по краю лопастей.

Описанные мегаспоры очень своеобразны, архаичны по морфологии и свидетельствуют о древности вида. Близкие формы встречаются у олигоценового западно-сибирского вида *S. sibirica* (табл. II, *1—4*; см. рис. 5, *1—3*), типичные мегаспоры которого булавовидные, сильнее согнуты, с клиновидным основанием, более короткой и широкой верхушкой, большими звездчатыми площадками и тонкими морщинками на их краях.

Вид очень характерен для тамбовского миоцена, встречен в нескольких скважинах.

Salvinia cinerea Dorof. sp. nov.

(табл. II, *5—14*; рис. 1, *1—10*)

Голотип: Лаврово Тамбовской обл., скв. 57, гл. 97—100, миоцен, БИН № 406, табл. II, *13*; рис. 1, *1*.

Мегаспоры эллипсоидальные, яйцевидные, прямые, 0.46—0.56×0.31—0.46 мм, или веретеновидные и булавовидные, согнутые, по бокам слегка граненые, 0.47—0.64×0.31—0.41 мм. Верхушка большая, полушаровидная, прямая или суженная, наклоненная, в разной степени обособленная. Середина равномерно (у прямых) или однобоко (у скошенных) раздута, с большими звездчатыми площадками с ямками в центре. Основание закругленное или суженное, почти клиновидное. Поверхность коричневато-серая, матовая, бугорчатая. На верхушке бугорки по всей поверхности, в основании лопастей — радиальные морщинки. В середине бугорки крупнее, неправильноокруглые, располагаются радиально вокруг звездчатых площадок или беспорядочно. В основании бугорки такие же, как и в середине, или мелкие.

Мегаспоры этого вида сходны с мегаспорами западно-сибирского миоценового вида *S. irtyshensis* (табл. II, *15—22*; см. рис. 5, *9—16*). У обоих видов есть эллипсоидальные и клиновидные формы, сходна в общем и скульптура их поверхности. Но западно-сибирские мегаспоры крупнее (0.56—0.72×0.41—0.51 мм), верхушка их резче обособлена, скульптура поверхности грубее, цвет белый.

В большом скоплении мегаспор вид представлен только в Лаврово, но редко и единично встречается в других местах Тамбовской обл.

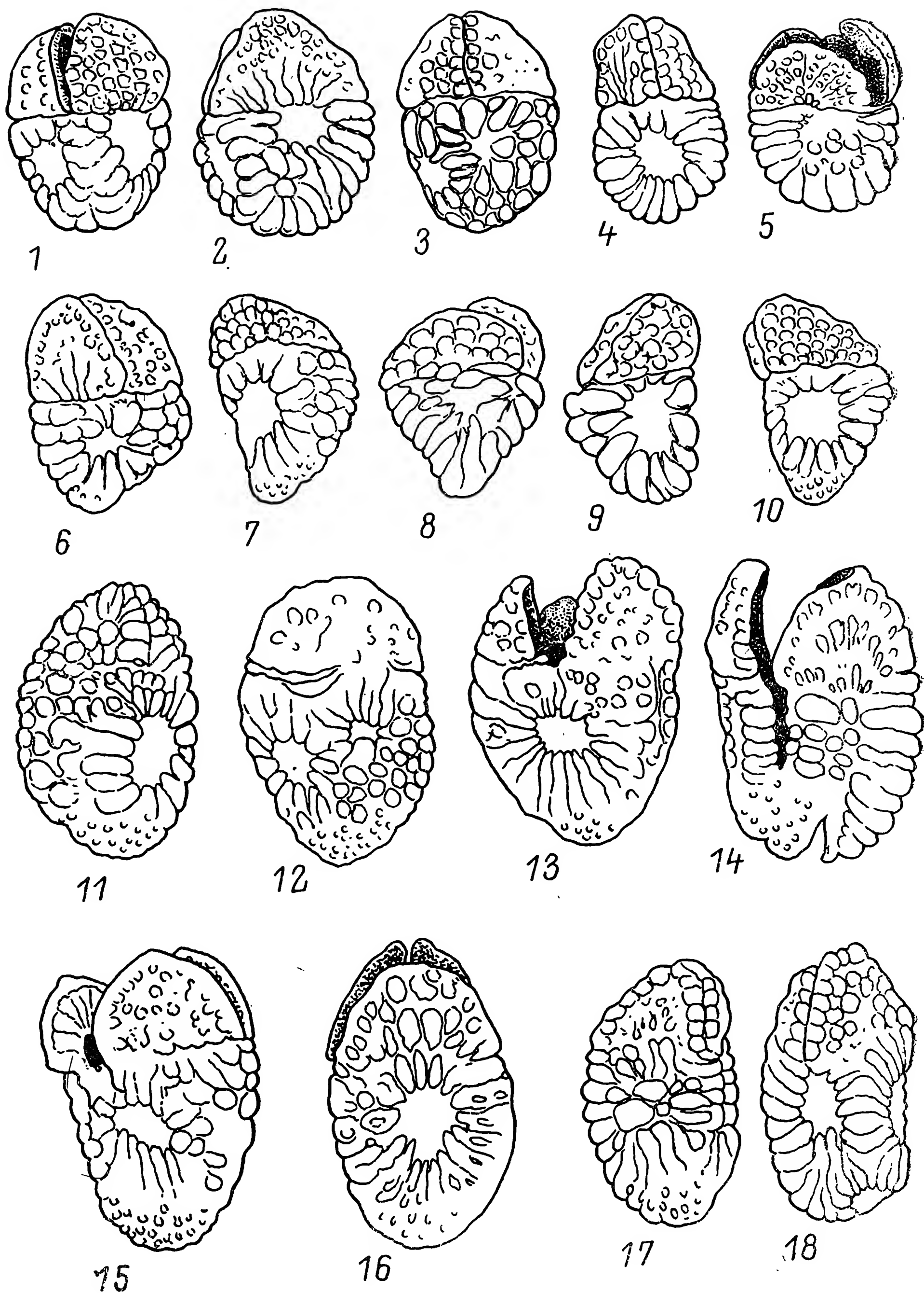


Рис. 1. Мегаспоры *Salvinia* из миоцена Тамбовской обл., ×60.

1—10 — *S. cinerea*, Лаврово, скв. 57, гл. 97—100; *11—18* — *S. tambovica*, Сселезни, скв. 191, гл. 38—40.

Salvinia rugosa Dorof. sp. nov.
(табл. III, *1—3*; рис. 2, *1*, *2*)

Голотип: Челновские Дворики Тамбовской обл., скв. 11, гл. 51—53, миоцен, БИН № 407, табл. III, *3*; рис. 2, *2*.

Мегаспоры 0.45—0.51×0.32—0.35 мм, эллипсоидальные или в середине почти цилиндрические, прямые. Верхушка не обособлена, иногда ее трудно отграничить. Бока почти прямые. Основание закругленное или горизонтально обрезано.

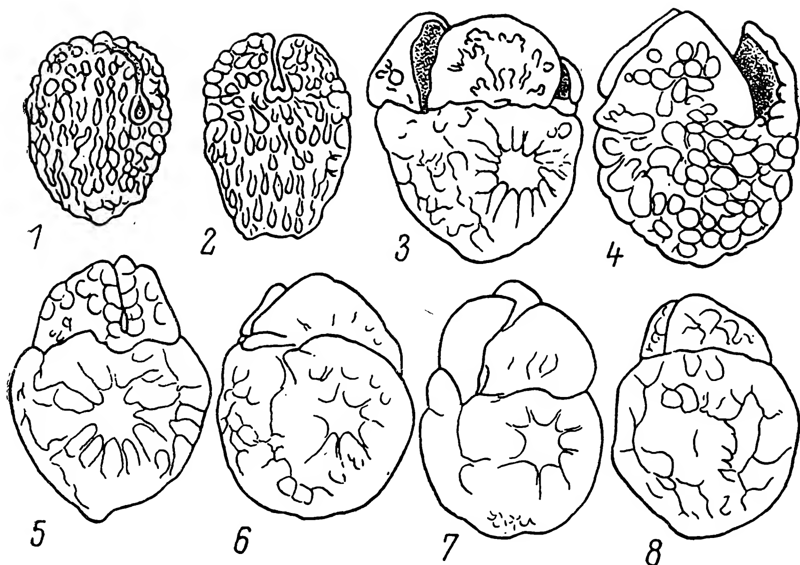


Рис. 2. Мегаспоры *Salvinia* из миоцена Тамбовской обл., ×60.

1—2 — *S. rugosa*, Челновские Дворики, скв. 11, гл. 51—53; *3—8* — *S. rotundata*, Пушкари, скв. 961, гл. 37.

Поверхность бугорчато-морщинистая, на верхушке преобладают бугорки, располагающиеся по краю, в основании же лопастей имеются продолговатые морщинки, расходящиеся веером. В середине и основании мегаспоры больше продолговатых бугорков, ориентированных вдоль, иногда сплошных валиков с неровными краями.

Довольно странные по форме мегаспоры. Впервые в типовой коллекции встречены в небольшом числе. Позже они редко и также единично встречались в других скважинах Тамбовской обл. Но в конце работы собрана полная коллекция. Мегаспоры этого вида довольно изменчивы по форме — от продолговатых до почти шаровидных, похожих на мегаспоры бугорчатых форм *S. rotundata* (табл. III, *10*; рис. 2, *4*), но эллипсоидальные, с неотделенной верхушкой экземпляры преобладают и, очевидно, более характерны для вида.

Salvinia rotundata Dorof. sp. nov.

(табл. III, *4—10*; рис. 2, *3—8*)

Голотип: Пушкари Тамбовской обл., скв. 961, гл. 37, миоцен, БИН № 419, табл. III, *7*; рис. 2, *5*.

Мегаспоры 0.5—0.67×0.36—0.47 мм, короткоэллипсоидальные, почти шаровидные, прямые, очень редко слегка согнутые в оси. Верхушка у более гладких экземпляров обособлена резко, полушаровидная, лопасти полукруглые, у бугорчатых — островатая, лопасти треугольные. Середина почти шаровидная, с 1—2 звездчатыми площадками, чаще небольшими. Основание закругленное, реже слабозаостренное. Поверхность у большей части экземпляров сравнительно ровная, но разделенная на большие, неправильной формы площадки с припухлыми серединами; площадки дробятся, иногда на много более мелких бугорков, равномерно покрывающих всю поверхность. У одного экземпляра одна сторона сплошь бугорчатая — с крупными, но разной величины выпуклостями, поэтому мегаспоры обеих форм отнесены к одному виду.

Вид очень своеобразен, но наиболее близок к *S. ruthenica*. Встречается редко, в других тамбовских коллекциях представлен единично.

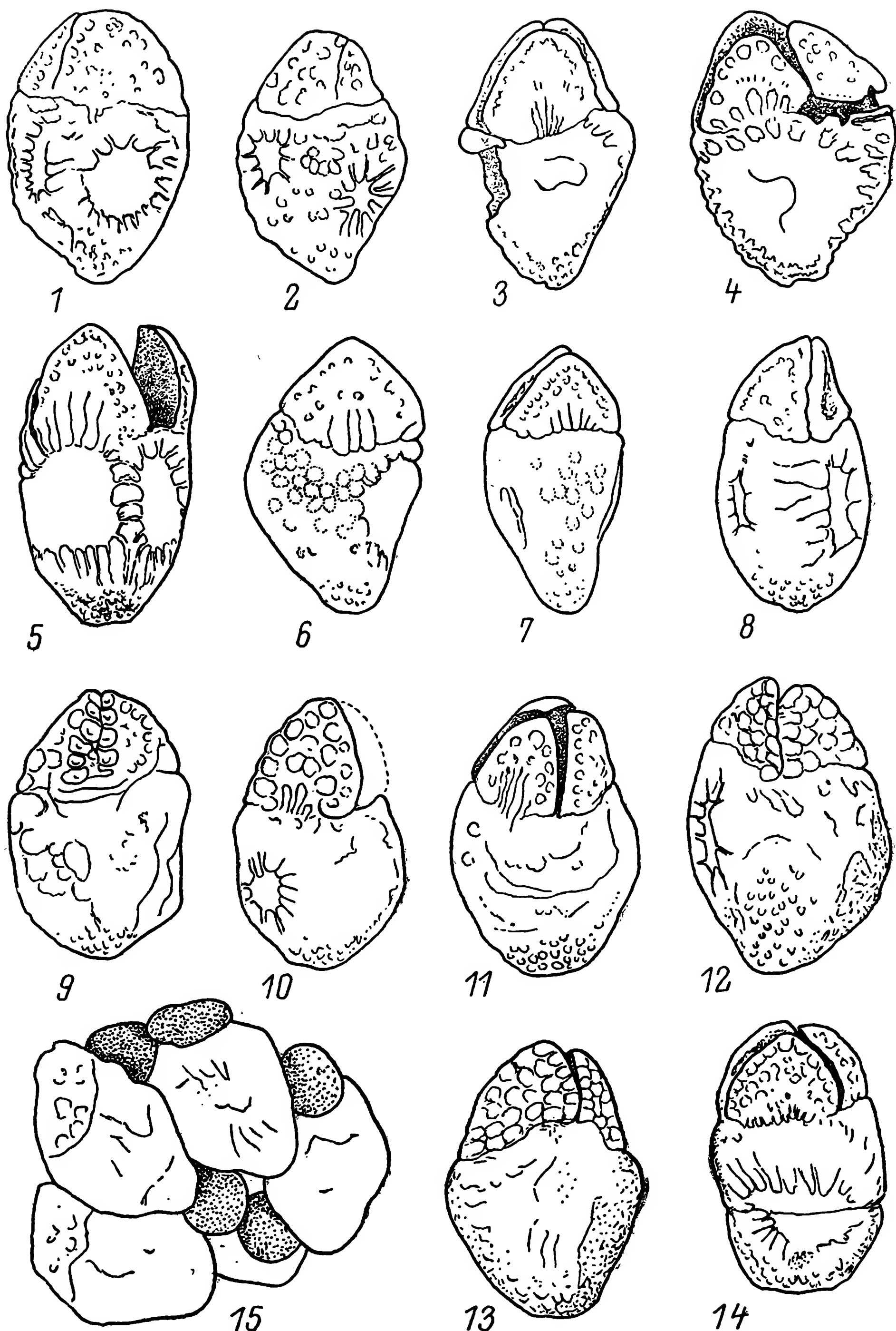


Рис. 3. Остатки *Salvinia* из миоцена Тамбовской обл.

1—8 — *S. trachytica*, мегаспоры, ×60, Новая жизнь, скв. 5, гл. 98.3; *9—15* — *S. ruthenica*: *9—14* — мегаспоры, ×60; *15* — обломок соруса с мегаспорангиями и массулами, ×45, Первомайское, скв. 73, гл. 46—48.

Salvinia trachytica Dorof. sp. nov.
(табл. IV, *6—20*; рис. 3, *1—8*)

Голотип: Новая Жизнь Тамбовской обл., скв. 5, гл. 98.3; миоцен, БИН № 404, табл. IV, *15*; рис. 3, *5*.

Мегаспоры 0.57—0.71×0.34—0.44 мм, эллипсоидальные, широковеретеновидные, булавовидные, прямые или реже согнутые, иногда плосковатые.

Верхушка пирамидальная, лопасти треугольные. Бока слабораздутые, с большими звездчатыми площадками, ямки широкие, но неглубокие. Основание сужено, иногда клиновидное. Поверхность верхушки бугорчато-морщинистая, иногда довольно ровная или ноздреватая. Бока с низкими радиальными валиками по краям площадок, иногда валики разделены на ряд мелких бугорков, низких или высоких, островатых, почти бахромчатых; иногда поверхность с немногими округлыми бугорками.

Мегаспоры этого вида резко отличаются от других тамбовских. По общей форме они близки к мегаспорам западно-сибирского миоценового вида *S. petri* (табл. IV, *1—5*; рис. 7, *1—5*), но последние мельче, более продолговатые, прямые, с более гладкой поверхностью.

Встречается часто в миоцене Тамбовской обл. обычно в смеси с мегаспорами *S. tambovica* и *S. ruthenica*.

Salvinia ruthenica Dorof. sp. nov.
(табл. IV, *21—24*; рис. 3, *9—14*)

Голотип: Первомайское Тамбовской обл., скв. 73, гл. 46—48, миоцен, БИН № 405, табл. IV, *24*.

Сорусы обоеполые, 12—14 мм в диам., первично шаровидные, при фоссилизации сплюснутые. Мегаспоры 0.63—0.74×0.38—0.52 мм, эллипсоидальные, реже слегка расширенные в верхней или нижней половинах, прямые или слабо согнутые, по бокам нерегулярно граненые, не очень правильные, толстые. Верхушка чаще большая, полушаровидная или тупоконическая, скошенная. Середина равномерно или однобоко раздута, звездчатые площадки нормально развиты только у немногих экземпляров, у большинства вместо них лишь ямки. Основание слабо сужено или закруглено. Поверхность бледно-кофейного цвета (белые экземпляры редки), сравнительно ровная, даже гладкая. Наиболее скульптированы верхушка (большие бугорки по краю лопастей, иногда сплошные, или морщинки) и основание (мелкие бугорки). Поверхность середины с редкими, большими, неправильной формы бугорками или неровностями, иногда только с редкими морщинами.

От мегаспор других видов описываемые отличаются массивностью, неправильной формой, слабой скульптурой поверхности. Скульптурованные экземпляры близки к *S. trachytica* (табл. IV, *6—20*), короткие — к *S. rotundata* (табл. III, *4—10*), продолговатые и гладкие к западно-сибирским миоценовым *S. petri* (табл. IV, *1—5*).

Встречается часто, обычно в смеси с *S. tambovica*, *S. trachytica* и другими видами, но это, вероятно, несколько более молодой вид.

Salvinia aspera Dorof. sp. nov.
(табл. I, *1—6*; рис. 4, *1—10*)

Дорофеев, 1962; 370, рис. 62, *1—4*; designat, typi Omissa; Дорофеев, 1963 : 66, рис. 6, *1—5*.

Голотип: Белый яр на р. Тым, Томская обл., олигоцен, БИН № 519, табл. I, *5*; рис. 4, *5*.

Мега- и микросорусы раздельные (однополые). Мегаспоры небольшие, 0.49—0.56×0.3—0.37 мм, эллипсоидальные, реже булавовидные, прямые и слабосогнутые. Наибольшая ширина в середине или в верхней половине. Верхушка небольшая, обособленная, лопасти с оттянутыми ушками и прогнувшимися серединами, поверхность неровная, бугорки небольшие и совсем мелкие, плотно сомкнутые. Поверхность середины главным образом ровная, шероховатая от массы мелких бугорков, реже встречаются экземпляры с низкими бугорками средней величины и мелкими ямками, у единичных экземпляров на боках имеются зачаточные звездчатые площадки. Основание закруглено, реже сужено и слегка обособлено, поверхность несколько грубее скульптирована, чем в середине (бугорки и морщинки). Цвет мегаспор главным образом коричневатый. Экзина неравномерно толстая, без особых полостей. Массулы мелкие.

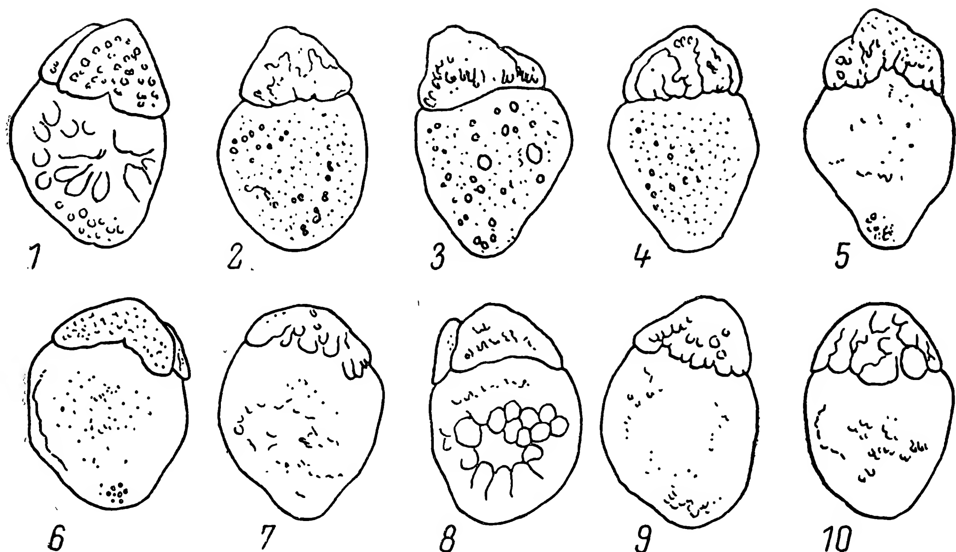


Рис. 4. *Salvinia aspera*: *1—10* — мегаспоры, ×60, Белый Яр, Томская обл., олигоцен.

Очень своеобразный вид, характеризующийся небольшой величиной, сравнительно гладкой поверхностью. Происходит он из наиболее высоких слоев тымских обнажений — горизонт глин с отпечатками листьев и семенной флорой позднего олигоцена. Из тамбовских видов к описываемому наиболее близка *S. tenera* (табл. I, *7—16*), но мегаспоры ее крупнее, иногда эллипсоидальные, более резко и иначе скульптированы.

Salvinia sibirica Dorof. sp. nov.
(табл. II, *1—4*; рис. 5, *1—3*)

Дорофеев, 1962; 373, рис. 67, *1—3*, designat. typi omissa; Дорофеев, 1963; 68, рис. 6, *10—13*.

Голотип: Козюлино в устье р. Томи Томской обл., олигоцен, БИН № 509, табл. II, *4*; рис. 5, *1*.

Мегаспоры 0.55—0.70×0.35—0.55 мм, булавовидные, согнутые. Верхушка большая, широкая, слегка или сильно обособленная; поверхность лопастей неровная: крупные бугорки, повсюду одинаковые или в середине более мелкие. Середина раздута у верхушки, книзу плавно сужается и почти без перегиба переходит в основание; на боках звездчатые площадки в числе 3—4, радиальные валики или ряды бугорков резкие. Основание не обособлено, конец его закруглен, поверхность покрыта валиками, сходящими со средины, или довольно большими бугорками.

Этот вид связан со многими видами из миоцена Западной Сибири и миоценовыми тамбовскими. У *S. irtyshensis* (табл. II, *15—22*) сходны с *S. sibirica* только булавовидные экземпляры, которые ближе к эллипсоидальным, крупнее, шире, толще и грубее скульптированы. У тамбовской *S. cinerea* с *S. sibirica* также сходны только булавовидные экземпляры, которые в целом короче, толще, хотя близки по скульптуре, но овальные экземпляры *S. cinerea* резко отличаются от мегаспор *S. sibirica* общей формой и скульптурой поверхности. Несомненна и довольно близкая связь *S. sibirica* с *S. tambovica*, но сходны только эллипсоидальные экземпляры сибирского вида, редко встречающиеся среди типичных булавовидных, которых уже не найти у тамбовского вида. Различаются эти виды и по рисунку скульптуры: у сибирского вида бугорки мельче, более продолговатые, у тамбовского они крупнее, рельефнее, ближе к округлым.

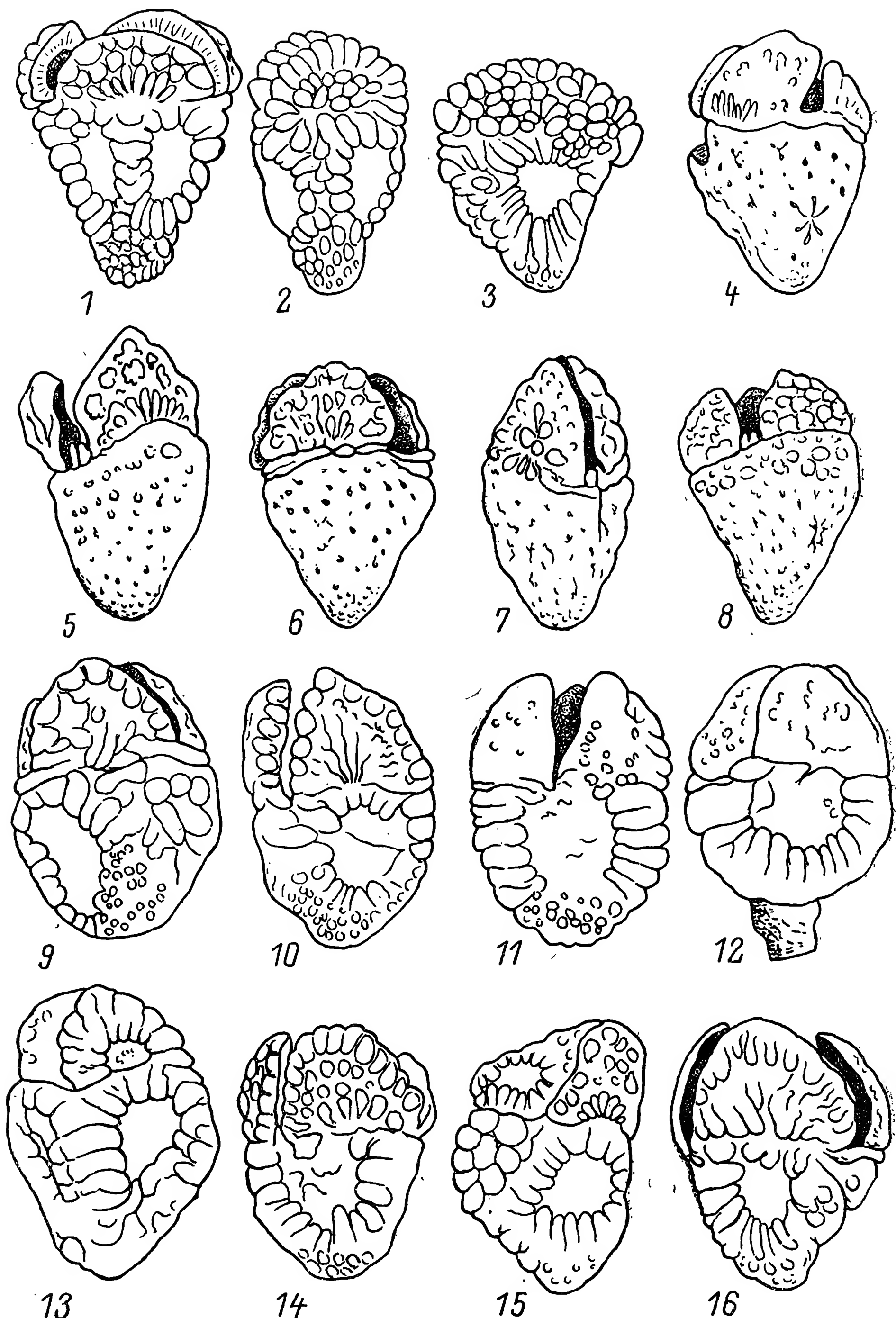


Рис. 5. Мегаспоры *Salvinia*, ×60.

1—3 — *S. sibirica*, Козюлино, Томская обл., олигоцен; *4—8* — *S. clavata*, Екатерининское, Омская обл., миоцен; *9—16* — *S. irtyshensis*, Новоникольское, Омская обл., миоцен.

Salvinia clavata Dorof. sp. nov.
(табл. I, *17—24*; рис. 5, *4—8*)

Голотип: Екатерининское на р. Абросимовке Омской обл., нижний миоцен, БИН № 525, табл. I, *18*; рис. 5, *6*.

Мегаспоры 0.52—0.79×0.36—0.49 мм, булавовидные, согнутые, реже продолговато-овальные, почти прямые. Верхушка высокая и низкая, обособлен-

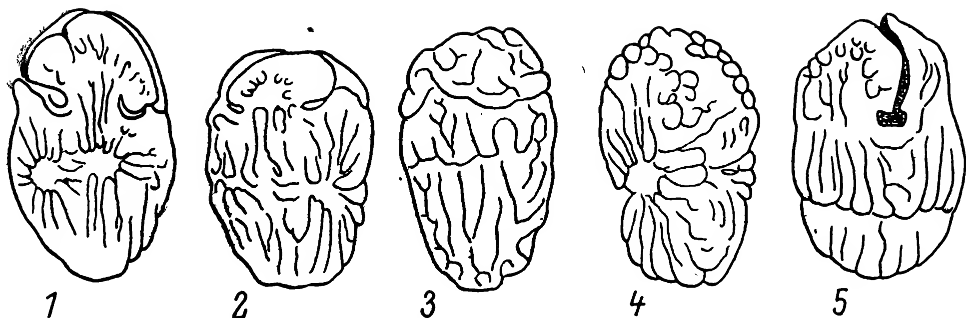


Рис. 6. *Salvinia ornata*: *1—5* — мегаспоры, ×60, Екатерининское, Омская обл., миоцен.

ная, лопасти с оттянутыми ушками, поверхность с большими бугорками по краю и морщинками в середине. Тело самой мегаспоры раздуто близ верхушки, поверхность боков равномерно покрыта мелкими ямками и небольшими бугорками, звездчатые площадки еще не резкие. Основание сужено до острого, иногда отогнуто в сторону, поверхность бугорчатая или морщинистая.

У этого вида есть черты *S. aspera* и *S. sibirica*, но в целом это особый вид, характеризующийся булавовидной формой и бугорчато-ямчатой поверхностью боков. Из тамбовских видов к *S. clavata* близка *S. tenera*, но у нее бывают эллипсоидальные мегаспоры, а булавовидные сужаются к основанию не так резко, скульптура же поверхности этих видов различается более резко.

Salvinia irtyshensis Dorof. sp. nov.
(табл. II, *15—22*; рис. 5, *9—16*)

Голотип: Новоникольское на Иртыше Омской обл., миоцен; БИН № 528, табл. II, *20*, рис. 5, *11*.

Сорусы обоеполые. Мегаспоры булавовидные, согнутые, 0.56—0.72×0.34—0.51 мм или эллипсоидальные, редко и яйцевидные, прямые, 0.55—0.67××0.35—0.48 мм. Верхушка большая, обособленная, лопасти у эллипсоидальных широкие, полукруглые, даже сердцевидные, у булавовидных — треугольные, поверхность неровная (большие бугорки по краям, в середине основания 3—4 радиальных валика). Бока равномерно или однобоко раздутые, у булавовидных иногда слегка граненые, с 3—4 звездчатыми площадками. Радиальные валики или ряды бугорков выступают резко. Основание закруглено или сужено до клиновидного, поверхность в морщинках или мелких бугорках.

Мегаспоры близкого тамбовского вида *S. cinerea* (табл. II, *5—14*; рис. 1, *1—10*) мельче, рисунок скульптуры их поверхности плотнее и в деталях несколько иной. Интересно, что у каждого из этих близких видов мегаспоры двух форм (эллипсоидальные и булавовидные). Типичные экземпляры каждой формы различаются достаточно резко, но есть мегаспоры переходного типа с признаками крайних форм. Булавовидные мегаспоры более архаичны.

Salvinia ornata Dorof. sp. nov.
(табл. III, *11—15*; рис. 6, *1—5*)

Голотип: Екатерининское на р. Абросимовке Омской обл., миоцен; БИН № 525, табл. III, *14*; рис. 6, *3*.

Мегаспоры 0.52—0.71×0.34—0.45 мм, эллипсоидальные, слегка согнутые. Верхушка у большей части экземпляров не обособлена, реже несколько шире или у́же тела самой мегаспоры; лопасти сердцевидные с ушками, поверхность скульптированная; крупные бугорки или группы мелких бугорков в числе 7—9 по краю, 2—5 валиков вееровидно расходятся от середины основания, часто продолжаются с боков. Вогнутая сторона середины или плоская, или двухгранно выпуклая. На боках от 2 до 5 звездчатых площадок, середины их ямчатые, валики резкие, особенно продольные; у многих звездчатые пло-

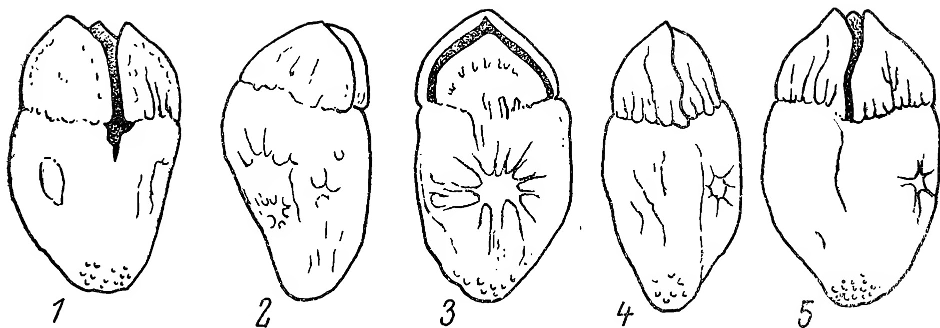


Рис. 7. Мегаспоры *Salvinia*, ×60.

1—5 — *S. petri*, Прииск на р. Большой Юксе, Томская обл., миоцен.

щадки соединены почти кольцевой ложбинкой, перетягивающей мегаспору. Основание закруглено, реже сужено или на конце обрезано, поверхность бугорчатая или с морщинами, сходящими со средины. Скульптура развита неодинаково; то резкая, то едва заметная.

Очень интересный вид. Один из ранних с эллипсоидальными мегаспорами. Каким-то образом связан с *S. sibirica* или более древними видами, от которых сохранил согнутость мегаспор и резкую скульптуру поверхности. От видов группы *S. ornata* отошли молодые виды типа *S. petri*, мегаспоры которых более узкие, прямые или гладкие.

Salvinia petri Dorof. sp. nov.
(табл. IV, *1—5*; рис. 7, *1—5*)

Salvinia intermedia P. Nikit. 1948; 1106, nom. nud.; Дорофеев, 1955а, рис. 1ж. nom. invalid.; Дорофеев, 1963; 69, рис. 6, *6—9*, nom. invalid.

Голотип: Прииск на р. Большой Юксе, притоке р. Чулыма, Томская обл., миоцен, № 505, табл. IV, *1*; рис. 7, *5*.

Вид назван в честь П. А. Никитина, выделившего этот вид под названием *S. intermedia* P. Nikitin, которое было опубликовано в 1948 г. без описания и изображения вида. Первое его изображение без диагноза и описания появилось в 1955 г. (Дорофеев, 1955а), но в этом же году название *S. intermedia* P. Nikit. было использовано для эффективно обнародованного вида из миоцена Западной Украины (Дорофеев, 1955б), который ошибочно был отождествлен с видом П. А. Никитина, поэтому для последнего вида дано новое название.

Мегаспоры 0.51—0.7×0.3—0.4 мм, эллипсоидальные, вытянутые до продолговатых, правильные, иногда слегка граненые, реже яйцевидные, булавовидные, согнутые. Верхушка пирамидальная, высокая, лопасти треугольные и сердцевидные, без ушек. Середина слабо, иногда однобоко раздута, звездчатые площадки нерезкие, ямки еще глубокие, но радиальные валики едва заметные, причем более четко продольные, сходящие со средины на верхушку и основание. Основание слабо или сильно сужено, до островатого, не обособлено, редко закругленное. Поверхность мегаспор почти ровная, белая, гладкая, резче скульптура у булавовидных экземпляров.

Вид, по-видимому, исключительно сибирский. Первые, еще единичные мегаспоры встречаются в миоцене с. Юровского на Иртыше (средний миоцен), которые отличаются от типичных более резкой скульптурой. Мегаспоры из бещеульской свиты Иртыша (верхний миоцен) несколько мельче, среди них меньше согнутых, сильнее заостренные в основании и на верхушке, более гладкие, хотя здесь немало экземпляров, вполне сходных с типичными. Мегаспоры из европейского миоцена ранее относили к этому виду ошибочно (*S. intermedia* Dorof. non P. Nikit.), все они отличаются от сибирских общей формой и деталями скульптуры поверхности. Из тамбовских коллекций с мегаспорами этого вида наиболее сходны мегаспоры *S. trachytica*, но они несколько крупнее, относительно более широкие, менее правильные, более резко и иначе скульптированные.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. Ископаемая флора с реки Большой Юксы в Западной Сибири. — ДАН СССР, 1955а, т. 102, № 6, с. 1207—1210. — *Дорофеев П. И.* Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга. — Тр. БИН АН СССР, 1955б, сер. 1, вып. 11, с. 144—160. — *Дорофеев П. И.* Мегаспоры, семена и плоды из третичных отложений Западной Сибири. — Тр. Сибирск. науч.-иссл. ин-та геологии, геофизики и минерального сырья, 1962, вып. 22, с. 369—451. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с. — *Никитин П. А.* Плиоценовые флоры с реки Оби в районе Томска. — ДАН СССР, 1948, т. 61, № 6, с. 1103—1106.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 18 II 1986.

УДК 582.26

Бот. журн., т. 72, №

В. А. Николаев

ДВА НОВЫХ ТАКСОНА ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*BACILLARIOPHYTA*): ПОРЯДОК *PYXIDICULALES* И СЕМЕЙСТВО *THALASSIOSIROPSIDACEAE*

V. A. NIKOLAEV. THE NEW TWO TAXA OF DIATOM ALGAE (*BACILLARIOPHYTA*): *PYXIDICULALES* ORDER AND *THALASSIOSIROPSIDACEAE* FAMILY

В результате анализа особенностей перфораций створки водорослей в классе *Centrophyceae* выделен новый порядок *Pyxidiculales*, объединяющий семейства *Pyxidiculaceae*, *Triceratiaceae* и новое монотипное сем. *Thalassiosiropsidaceae*.

Ранее я (Николаев, 1984б) два семейства — *Pyxidiculaceae* Nikolaev и *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle, представители которых характеризуются общим признаком — расположением велума ареол на внутренней поверхности створки, — включил в группу, которая соответствует эволюционному ряду и может быть возведена в ранг порядка. Отличительным морфологическим признаком сем. *Thalassiosiraceae* является присутствие у его представителей выростов с опорами, что послужило основанием для выделения семейства в порядок *Thalassiosirales* Gles. et Makar. (Глезер, Макарова, 1986).

Исследование морфологии видов, у которых велум расположен на внутренней поверхности створки, привело к некоторым номенклатурным изменениям. Род *Triceratium* Ehr. З. И. Глезер (1986) исключила из сем. *Eupodiscaceae* Kütz. (Simonsen, 1979) и перевела в монотипное сем. *Triceratiaceae* Schutt emend. Gles. В сем. *Pyxidiculaceae* роды *Pyxidicula* Ehr. и *Stephanopyxis* Ehr. были объединены в один род *Pyxidicula* Ehr. emend. Streln. et Nikolaev (Стрельникова, Николаев, 1986). Позднемеловые виды рода *Coscinodiscus* Ehr. переведены в род *Pyxidicula* (Николаев, Стрельникова, 1987). Один из широко распространенных в позднем мелу—раннем палеоцене видов рода *Coscinodiscus* — *C. wittianus* Pant. — был выделен в новый род *Thalassiosiropsis* Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985) и помещен в сем. *Thalassiosiraceae*. Род характеризуется присутствием у его представителей в центре створки кольцевидного (Николаев, 1984а) или многоопорного выроста (Hasle, Syvertsen, 1985).

G. Hasle и E. Syvertsen (1985) предполагали сходство кольцевидного выроста *Thalassiosiropsis wittiana* (Pant.) Hasle с выростом с опорами у представителей сем. *Thalassiosiraceae*. На этом основании они поместили род *Thalassiosiropsis* в данное семейство, единственное в системе R. Simonsen (1979), у представителей которого велум ареол расположен на внутренней поверхности створки. Вырост с опорами не гомологичен кольцевидному выросту. У первого сопутствующие поры находятся вокруг основания выроста в базальном слое кремнезема, а у второго перфорировано основание внутренней части трубки. Раз-

личия между родом *Thalassiosiropsis* и представителями сем. *Thalassiosiraceae* существенны. Отличительным признаком представителей семейства являются выросты с опорами, которые расположены свободно по всей створке, в виде кольца по ее краю, одиночно или группой в ее центре. Эта структура у рода *Thalassiosiropsis* отсутствует. Единичные лабиатные выросты у представителей сем. *Thalassiosiraceae* встречаются обычно по краю, реже — около центра створки, а у рода *Thalassiosiropsis* один лабиатный вырост встречается изредка в прикраевой зоне отдельных створок. Развитие рода *Thalassiosiropsis* прослеживается в позднемеловое—палеогеновое время, а в раннем эоцене род исчезает. Сем. *Thalassiosiraceae* молодое, его первые редкие представители известны с конца эоцена, а расцвет начался в миоцене и продолжается в настоящее время (Макарова, 1975).

Представители сем. *Pyxidiculaceae* имеют неопределенно большое число свободно расположенных лабиатных выростов, часто наблюдается упорядоченность в их расположении по краю створки или в ее центре. Кольцевидный вырост отсутствует. Несмотря на то что время развития родов *Costopyxis* Gles., *Pyxidicula* и некоторых других сем. *Pyxidiculaceae* совпадает со временем развития рода *Thalassiosiropsis*, морфологические различия не позволяют включить род *Thalassiosiropsis* в сем. *Pyxidiculaceae*, и он выделен в новое монотипное сем. *Thalassiosiropsidaceae* Nikolaev.

Таким образом, пор. *Pyxidiculales* включает 3 семейства: *Pyxidiculaceae*, *Triceratiaceae* и *Thalassiosiropsidaceae*. Порядок является, видимо, естественным таксоном, который характеризуется специфическими морфологическими особенностями и историей развития. Порядок объединяет различных по форме панциря и створок представителей, но имеющих сходство в строении ареол, которое указывает на генетическое родство.

Pyxidiculales Nikolaev ord. nov.

Cellulae solitariae vel in colonias conjunctae. Frustula globosa, discoidea vel prismatica. Valvae orbiculares, polygonales, planae, convexae, interdum undulatae. Areolae loculares, rarius poroideae velo facie interiore, foramine velo facie exteriore sitis. Rimoportulae numerosae per totam faciem valvae dispositae, anulum marginalem vel gregem cetralem formantes, interdum reductae. Processus anuliformis rarius adsunt. Valvae poligonales ocellos ad polos praebent. Chloroplasti numerosi granulosi. Sporae quiescentes et auxosporae notae sunt.

Species marinae, tam hodie viventes quam exstinctae.

Familia typica *Pyxidiculaceae* Nikolaev (Николаев, 1984a).

Pyxidiculales a *Coscinodiscales* velo areolarum in facie valvae interiore sito differt.

Клетки одиночные или соединены в колонии. Панцирь шаровидный, дисковидный или призматический. Створки круглые, полигональные, плоские, выпуклые, иногда волнистые. Ареолы локулярные, реже пороидные, с велумом, расположенным на внутренней поверхности створки, и фораменом на наружной. Лабиатные выросты многочисленные, расположены по всей поверхности створки, образуют краевое кольцо или центральную группу. Иногда лабиатные выросты редуцированы. Реже присутствует кольцевидный вырост. Хлоропласты многочисленные, мелкие, в виде зерен. Известны покоящиеся споры и ауксоспоры.

Виды морские, современные и вымершие.

Типовое сем. *Pyxidiculaceae* Nikolaev (Николаев, 1984a).

Пор. *Pyxidiculales* отличается от пор. *Coscinodiscales* положением велума ареол на внутренней поверхности створки, а от пор. *Thalassiosirales* — отсутствием выростов с опорами.

Thalassiosiropsidaceae Nikolaev fam. nov.

Cellulae solitariae. Frustula discoidea. Valvae orbiculares subvexae vel medio plica notatae. Areolae loculares, facie interiore velo, exterior foramine praeditae, in seriebus tangentalibus dispositae. Pori cribrales veli in seriebus radialibus

et intersectis siti. Processus anuliformis (fulmoportula multifulcrata) centralis vel vix excentricus, facies exteriore tubum conoideum brevem, interiore vero tubum infundibuliformiter dilatatum basi poris numerosis praeditum. Rimoportula unica interdum ad marginem valvae adest. Chloroplasti et sporae guiescentes ignotae.

Genus unicum marinum extinctum; creta superior, paleocaenumo eocaenum inferius.

Genus typicum *Thalassiosiropsis* Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985).

Thalassiosiropsidaceae a *Pyxidiculaceis* processu anuliformi diffest.

Клетки одиночные. Панцирь дисковидный. Створки круглые, слабовыпуклые или со складкой в центре. Ареолы локулярные, с велумом на внутренней поверхности створки и фораменом на наружной. Ареолы в прямых тангенциальных рядах. Крибральные поры велума в радиальных и взаимопересекающихся рядах. Один кольцевидный (многоопорный) вырост расположен в самом центре створки или несколько эксцентрично. На наружной поверхности створки вырост имеет короткую конусовидную трубку, на внутренней — воронковидно расширенную трубку с многочисленными порами у ее основания. Иногда имеется один лабиатный вырост у края створки. Хлоропласты и покоящиеся споры неизвестны.

Один морской вымерший род, поздний мел, палеоцен—ранний эоцен.

Типовой род *Thalassiosiropsis* Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985).

Сем. *Thalassiosiropsidaceae* отличается от сем. *Pyxidiculaceae* присутствием кольцевидного выроста и положением лабиатного выроста.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. О положении рода *Triceratium* Ehr. s. str. в системе диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1543—1545. — *Глезер З. И.*, *Макарова И. В.* Новый порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 673—676. — *Макарова И. В.* О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогении семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 10, с. 1413—1420. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Николаев В. А.* К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 11, с. 1468—1474. — *Николаев В. А.*, *Стрельникова Н. И.* Новые данные о структуре и систематическом положении некоторых видов рода *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 2, с. 245—247. — *Стрельникова Н. И.*, *Николаев В. А.* К ревизии родов *Stephanopyxis* и *Pyxidicula* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 7, с. 950—953. — *Hasle G. R.*, *Syvertsen E. E.* *Thalassiosiropsis*, a new diatom genus from fossil records. — Micropaleontology, 1985, vol. 31, N 1, p. 82—91. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 19 XII 1985.

УДК 582.892 (597)

Бот. журн., т. 72, № 3

И. В. Грушвицкий, Н. Т. Скворцова, Ха Тхи Зунг

ВИДЫ РОДА *MACROPANAX* (*ARALIACEAE*) ВО ФЛОРЕ ВЬЕТНАМА

I. V. GRUSHVITZKY, N. T. SKVORTSOVA, HA THI DUNG. THE SPECIES OF THE GENUS *MACROPANAX* (*ARALIACEAE*) IN THE VIETNAM FLORA

Южно- и юговосточно-азиатский род *Macropanax*, описанный еще в 1855 г., до последнего времени оставался малоизученным, в частности из-за распространения его видов преимущественно в труднодоступных горных лесах, к тому же виды представлены одиночными особями или небольшими группами, значительно удаленными друг от друга. Важным вкладом в познание рода явились описания китайскими и вьетнамскими ботаниками в период 1965—1984 гг. ряда новых для науки видов рода *Macropanax*, а также опубликование первой современной обработки этого рода (Shang, 1983).

В настоящей статье приведены материалы, необходимые для подготавливаемой «Флоры Вьетнама»: морфологические особенности вьетнамских видов, их местонахождения и ключ для их определения; приведены общее распространение, данные по экологии видов и перечень гербарных образцов, хранящихся в различных коллекциях.

Вьетнам с его 11 (из общего числа 13) видами рода *Macropanax* представляется областью наибольшего видового богатства рода; на втором месте по числу представителей (7 видов) — Китай.

Олиготипный род *Macropanax* Miq. из сем. *Araliaceae*, виды которого распространены в Южной и Юго-Восточной Азии, до сих пор остается малоизученным. Объясняется это рядом причин. Как и виды некоторых других родов этого семейства, обитающие в горах тропической зоны, бóльшая часть видов рода *Macropanax* произрастает в труднодоступных местах значительно удаленными друг от друга одиночными особями или небольшими группами. Соответственно образцы их в гербарных хранилищах относительно скудны и во многих случаях представлены вегетативными побегами. Отсутствуют или почти отсутствуют в литературе данные о наблюдениях этих видов в природе, выходящие за рамки необходимых для описания видов сведений.

Род *Macropanax* [1] был описан F. Miquel (1855) с о. Ява и включал в первоописании 3 вида: *M. oreophilum* Miq., *M. floribundum* Miq. и *M. glomerulatum* Miq. Последний уже через 8 лет был обоснованно переведен Э. Л. Регелем (Regel, 1863) в род *Brassaiopsis* Decne. et Planch., а первый — *M. oreophilum* — с самого начала явился источником неправомерного истолкования как статуса, так и номенклатуры этого вида, что, к сожалению, нашло отражение и в последней работе китайского аралиеведа Chin-bei Shang (1983) в его новейшей обработке рода *Macropanax*. В первоописании *M. oreophilum* наряду с типовой разновидностью Miquel выделил var. β, отличающуюся, по автору, тонкобумажистыми (а не кожистыми) и почти яйцевидными (а не ланцетными или продолговато-ланцетными) листочками. Эти отличия, которые подтвердил B. Seemann (1864), а также ряд других установленных нами существенных признаков (характер жилкования лепестков, форма зубцов по краю листовой пластинки, характер эндосперма) приобретают, с нашей точки зрения, значение как признаки двух самостоятельных видов и соответствуют у типовой разновидности, которую выделил Miquel, виду *M. dispermus* (Blume) Kuntze, а у его разновидности β — виду *M. oreophilus*. Наконец, второй вид, который описал Miguel, — *M. floribundum* — спустя 11 лет Seemann (1864) отнес к *M. oreophilum* var. β, фактически к современному *M. oreophilus*.

В 1863—1864 гг. Miquel описал еще 2 вида рода *Macropanax* — один с о. Ява — *M. concinnum* Miq., другой с Суматры — *M. cyrtostylum* Miq. Второй вид, как и *M. glomerulatum*, оказался видом рода *Brassaiopsis*. Таким образом, во флоре Явы должно числиться 3 вида рода *Macropanax*: *M. dispermus*, *M. oreophilus* и *M. concinnus*.

Однако C. Backer (1965) приводит всего 2 вида, так как он, с нашей точки зрения незаконно, объединяет *M. dispermus* и *M. oreophilus* в один вид — *M. dispermus*, а *M. concinnus* рассматривает как синоним *M. undulatus* (Wall. ex G. Don fil.) Seem.

Меньшее число видов рода, всего по 1—2 вида, было установлено во флорах ряда стран Южной (Индия, Непал, Бутан) и Юго-Восточной (Бирма, Таиланд, Кампучия, юг Китая и Вьетнам) Азии. Лишь в 1965 г., т. е. более 100 лет спустя после первоописания, которое сделал Miquel, G. Hoo (Hoo, Tseng, 1965) описал 3 новых для науки вида из Китая, это: *M. decandrus* Hoo, *M. parviflorus* Hoo, *M. chienii* Hoo и привел как новую комбинацию *M. rosthornii* (Harms) Wu ex Hoo. Shang (1980) описал еще 1 вид из Китая. Таким образом, в настоящее время во флоре Китая насчитывается 7 видов этого рода.

В это же время вьетнамские ботаники, активизировавшие свою работу по изучению флоры Вьетнама, собрали в южных его провинциях еще 2 новых для науки вида: *M. grushvitzkii* Ha (Ha Thi Dung, 1980) и *M. skvortsovii* Ha (Ha Thi Dung, 1984). В самое последнее время Shang (1983) благодаря предоста-

[1] Первоначально родовое название *Macropanax* считалось существительным среднего рода.

вившейся ему возможности ознакомиться с типовым материалом произвел ревизию рода *Macropanax* и по имеющимся в его распоряжении материалам старых сборов B. Balansa, E. Poilane и A. Pételot описал для флоры Вьетнама еще 5 новых для науки видов и одну новую комбинацию. Кроме того, как указывалось нами (Грушвицкий и др., 1985), в ходе специальных экспедиционных поездок по изучению аралиевых в 1963—1976 гг. во флоре Вьетнама были выявлены 5 видов рода. Таким образом, число видов рода *Macropanax* во флоре Вьетнама увеличилось до 11, превышая их число во всех других регионах.

Ниже приводятся результаты обработки всего имеющегося в нашем распоряжении материала. Авторы выражают глубокую благодарность профессору Видалю (J. E. Vidal), сотруднику Национального музея естественной истории в Париже, за любезное содействие в получении типовых образцов всех новых вьетнамских видов, описанных Shang.

Gen. *Macropanax* Miq.

1855, Fl. Ind. Batav, 1, 1 : 763; Seem, 1864, Journ. Bot. (London) 2 : 293; C. B. Clarke, 1879, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 2 : 738: Viguier, 1923, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 2 : 1164; Li, 1942, Sargentia, 2 : 60; Hutch. 1967, Gen. Fl. Pl. 2 : 80; Phamh. 1970, Ill. Fl. S. Viet Nam, 1 : 989; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Republ. Popular. Sin. 54 : 128; Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 37; Грушв., Скворц. и др. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 178.

Неколючие деревья до 20 м выс. или кустарники, иногда с лозовидными ветвями. Листья большей частью пальчатосложные, варьирующие по числу листочков в пределах годичного побега, (1) 3—7-листочковые, в виде исключения простые, цельные, без сочленения на черешке, очередные, иногда супротивные. Черешок до 30 см дл., толстый, около 2 мм в диам., или тонкий, 1 мм в диам., с параллельными бороздками на поверхности, голый. Черешочки неравновеликие (0.5—5 см дл.); иногда черешочки у боковых листочков отсутствуют. Листочки 5—15 (25) см дл., 1.5—5 (9) см шир., от эллиптических до ланцетных, у большинства видов бумажистые, реже кожистые, со слабоклиновидным, иногда неравнобоким, основанием и заостренной верхушкой, голые с обеих сторон или с маленькими чешуйками снизу, с зубцами по всему краю или только в верхней части пластинки, реже цельнокрайные. Боковых жилок (3) 4—6 (9) пар; базальные очень тонкие и короткие; у всех видов имеются интеркалярные жилки; третичные жилки незаметные или видимы с нижней стороны пластинки, реже — с обеих сторон. Прилистники латеральные, в виде невысокого, до 1 мм выс., окаймления влагалища листа или чашевидные. Соцветие от 5 до 40 (70) см дл., терминальное, торчащее вверх — ложная кисть зонтиков, или кисть зонтиков, реже метелка зонтиков. Все соцветие голое или с буровойлочным опушением, сохраняющимся до созревания плодов. Диаметр зонтика от 1 до 2.5 см. Цветков в зонтике от 10 до 50. Ножки зонтиков от 1 до 5 см. Цветоножки от 0.5 до 1 см дл., с отчетливым сочленением под цветком (плодом) и с подчашием. Цветки 5—6- или 7—10-членные. Трубка чашечки с неясно выраженными зубцами, или зубцы отчетливые. Лепестки свободные, редко сросшиеся в калиптру, треугольно-яйцевидные, с 1—3 (5) жилками. Завязь 2-гнездная, иногда 3 (4)-гнездная, воронковидной формы или чашевидная; столбик с головчатым рыльцем, редко на верхушке двураздельный. Плод от яйцевидной формы до эллипсоидальной, с зернистой или ребристой поверхностью; диск при плоде всегда приподнимающийся. Семена с гладким или руминированным эндоспермом. Цветение и плодоношение у вьетнамских видов рода в целом длятся весь год.

Тип рода: *M. dispermus* (Blume) Kuntze.

13 видов, во Вьетнаме 11.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Соцветие густоопушенное . . . . 2.
+ Соцветие голое или с опушением только в молодом возрасте, позднее сохраняются лишь отдельные чешуйки . . . . 3.
2. Соцветие длинное, до 60 см дл., метелка зонтиков, реже ложная кисть. Листья (3) 5—7-листочковые. Боковых жилок 6—9 пар. Плоды эллипсоидальные . . . . 1. *M. oreophilus.*
+ Соцветие короткое, до 15 см дл., кисть зонтиков. Листья большей частью трехлисточковые. Боковых жилок 4—6 пар. Плоды шаровидные . . . . 2. *M. grushvitzkii.*
3 (1) Цветки (7) 10-членные . . . . 4.
+ Цветки 5 (6)-членные . . . . 7.
4. Листочки с мелкими зубчиками по краю; нижняя поверхность листочков и соцветие покрыты желтыми чешуйками . . . . . . 3. *M. vidalii.*
+ Листочки цельнокрайные; листья и соцветие голые . . . . 5.
5. Листья сложные, 3—5-листочковые; черешок у основания несколько вздутый . . . . 4. *M. decandrus.*
+ Листья большей частью простые, цельные или сложные 3-листочковые; черешок без вздутия . . . . 6.
6. Плоды гладкие, продолговатые; соцветие покрыто чешуйками; дерево до 10 м выс. . . . . 5. *M. simplicifolius.*
+ Плоды ребристые, шаровидные; соцветие голое; кустарник 4—5 м выс. . . . . 6. *M. skvortsovii.*
7 (3). Лепестки, сросшиеся в калиптру, толстые, снабжены медианным внутренним гребешком. Столбик в верхней части двураздельный; кустарник с лозовидными ветвями . . . . 7. *M. baviensis.*
+ Лепестки свободные, тонкие, без медианного внутреннего гребешка. Столбик цельный; дерево, деревцо или кустарник, не образующий лозовидных ветвей . . . . 8.
8. Соцветие плотное, короткое, около 7 см дл.; ветви соцветия приподнимающиеся (вверх направленные); листочки ромбовидно-эллиптические . . . . 8. *M. schmidii.*
+ Соцветие более или менее рыхлое, намного длиннее; ветви соцветия, свисающие вниз; листочки другой формы . . . . 9.
9. Боковые листочки у тройчатых листьев сидячие или почти сидячие, на верхушке хвостатые (удлиненно-остроконечные) . . . . 9. *M. sessilis.*
+ Боковые листочки на черешочках не менее 8 мм дл., на верхушке коротко-заостренные . . . . 10.
10. Цветков в зонтике около 30. Черешки листьев тонкие, 1 мм в диам. . . . . 10. *M. membranifolius.*
+ Цветков в зонтике около 10. Черешки листьев толстые, 2—4 мм в диам. . . . . 11.
11. Соцветие — метелка зонтиков, крупное, 20—40 см дл.; ветви направлены вверх. Зонтиков много; длина ножки зонтика 1 см. . . . 11. *M. undulatus.*
+ Соцветие — ложная кисть зонтиков, мелкое, 10—25 см дл.; ветви почти горизонтально распростертые. Зонтики только терминальные; длина ножки зонтика 3 см . . . . *M. undulatus* var. *simplex.*

1. *M. oreophilus* Miq. 1855, Fl. Ind. Batav. 1, 1 : 764; Seem. 1864, Journ. Bot. (London) 2 : 294; id. 1868, Revis. Heder. : 20; C. B. Clarke, 1879, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 2 : 738; Dunn, 1911, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 39 : 466; Viguier, 1923, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 2 : 1164, fig. 137 (7, 8), fig. 138 (1, 2); W. W. Smith, 1930, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 17 : 275, 326; Li, 1942, Sargentia, 2 : 61; Phamh. 1970, Ill. Fl. S. Viet Nam. 1 : 989, fig. 2493; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Republ. Popular. Sin. 54 : 132, pl. 17 (8—10); Грушв., Скворц. и др., 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 178. — *M. floribundum* Miq. 1855, l. c.: 764. — *M. dispermus* (Blume) Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 1 : 271, p. p.; Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 38, p. p.

Деревцо 6—7 м или дерево до 12, редко до 20 м выс., с почти шаровидной кроной. Листья (3) 5—7-листочковые. Черешок 10—20 см дл. Черешочки 0.5—5 см дл. Листочки 6—25 см дл. и 2—8 см шир., бумажистые, почти яйцевидные, со слабоклиновидным основанием и заостренной верхушкой, темно-зеленые, блестящие, с зубцами по всему краю; зубцы с широкотреугольным основанием и ороговевшим кончиком. Боковых жилок 6—9 пар. Соцветие до 50 см дл., метелка зонтиков, реже ложная кисть зонтиков; боковых зонтиков до 10, реже — вместо них только брактеи, в этом случае боковые ветви с одним зонтиком на конце; главная ось около 30 см дл.; боковые ветви горизонтально расходящиеся, отклоненные, до 10 см дл. Все части соцветия с буро-войлочным опушением, сохраняющимся до созревания плодов. Ножки зонтиков 1—1.5 см дл. Диаметр зонтика 1.5 см. Цветков в зонтике около 15. Цветоножки около 5 мм дл., буро опушенные, на месте сочленения — чашечковидное образование из сросшихся прицветников с ясно выраженными буро опушенными зубчиками. Цветки 5-членные. Трубка чашечки вместе с 5 неясно выраженными, широкотреугольными, мясистыми, по краю опушенными зубцами 1 мм выс. Лепестки треугольно-яйцевидные, 1.5—2 мм дл., с одной мощной центральной и 2—4 менее мощными боковыми дуговидными жилками, иногда центральная жилка перистая. Тычинок 5, тычиночные нити у основания широкие, такой же длины, как лепестки. Завязь 2-гнездная. Плод от яйцевидного до эллипсоидального, с зернистой поверхностью, 5 мм дл. Семена с руминированным эндоспермом. Цв. — V—XII, пл. — IX—XII.

Примечание. Устанавливая для *M. oreophilus* якобы приоритетное название *M. dispermus*, Shang (1983) вслед за Backer (1965) упустил из вида важное отличие между типовыми образцами, которое привел Miquel и выделил *M. oreophilus* как var. β вида *M. oreophilus. M. oreophilus*, который описал Miquel (как *Aralia disperma* Blume и *Hedera disperma* (Blume) DC.) с толстыми кожистыми листьями в действительности является индонезийским видом *M. dispermus*, в то время как *M. oreophilus* var. β Miq. с Явы с его тонкими бумажистыми листьями является типом истинного *M. oreophilus* Miq. В первоописании этой «разновидности» Miquel (1855 : 764) указывает: «folioles membranaceis fere ovatis»; Seemann (1864 : 294) как отличие этой «разновидности» от типа отмечает: «foliolis multo tenuioribus».

От близкого вида с о. Ява *M. dispermus* вид *M. oreophilus* отличается так же, как мы установили, жилкованием лепестков (дуговидное вместо перистого), руминированным (вместо гладкого) эндоспермом, формой зубчиков по краю пластинки листа (с широкотреугольным основанием вместо узкого вытянутого вверх и загнутого).

Typus: «Java op den G. Praoe door Horsfield n. s.» (L, isotypus — K).

Общ. распр.: от Индии до Малайзии, Китай (Юньнань, Хайнань), Индонезия (Ява).

Экология: наиболее распространенный в СРВ вид рода; горные леса на выс. 300—1600 м над ур. м.

Specimina examinata: Hoang Lien Son, Lao Cai, Sa Pa, 22 X 1963, N 326, И. В. Грушвицкий и др. (LE); там же, 23 X 1963, N 340, они же (LE); там же, 30 X 1963, N 227, T. Przybylski (LE); Cao Bang, Lea, 18 III 1972, N 257, И. В. Грушвицкий и др. (HN, HNPM, LE); там же, 18 III 1972, N 261, они же (HN, LE); там же, 20 III 1972, N 302, они же (HN, HNPM, LE); там же, 21 III 1972, N 303, они же (HN, HNPM, LE); Ha Son Binh, от Pa Co k Mai Chau, 18 XII 1969, N 146, они же (LE); там же, 29 II 1984, N 16, Ninh и др. (LE); Ha Noi, mont. Bavi, 10 X 1963, N 53 (LE); Ha Nam Ninh, Cuc Phuong, 17 VIII 1966, N 1088, Tran Dinh Ly (HN); там же, 21 IX 1969, N 1, Ha Thi Dung (HN, LE); там же, 25 IX 1969, N 9, она же (HN, LE); там же, N 13, она же (HN, LE); там же, 27 XI 1969, N 31, И. В. Грушвицкий и др. (HN, HNPM, LE); там же, 1 XII 1969, N 52, они же (HN, HNPM, LE); там же, 2 XII 1969, N 65, они же (LE); Lam Dong, Da Lat, Lang Bian, 16 IV 1984, s. n., Г. П. Яковлев, Л. Ю. Буданцев и др. (HN, LE).

2. *M. grushvitzkii* Ha, 1980, Tap Chi Sinh Vat Hoc, 2, 3 : 28, fig. 1; Nguyen Tien Ban, Tran Dinh Dai, Phan Ke Loc, 1983, Fl. Tayngujenensis Enum. (Ha Noi) : 46; Грушв., Скворц. и др. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 179.

Дерево около 20 м выс. Листья 3-листочковые. Черешок 5—15 см дл. Черешочки 0.5—2.5 см дл. Листочки 8—14 см дл. и 2.5—5.5 см шир., от эллиптических до ланцетных, с клиновидным основанием, заостренной верхушкой и цельным краем. Боковых жилок 4—6 пар; третичные жилки более или менее отчетливые. Соцветие 8—15 см дл., кисть зонтиков; главная ось 5—10 см дл.; «боковых ветвей» — ножек зонтиков — 6—20, с одним зонтиком на конце; боковые зонтики и брактеи на ножках зонтиков отсутствуют. Все части соцветия с буро-войлочным опушением. Ножки зонтиков 1.5—3 см дл. Диаметр зонтика 1.5—2.5 см. Цветков в зонтике до 50. Цветоножки 0.5—1 см дл., буроопушенные, место сочленения без чашевидного образования. Цветки 6 (7)-членные. Трубка чашечки маленькая, 0.5 мм выс., 6 (7)-зубчатая, опушенная по краю. Лепестки яйцевидные, 2 мм дл., с одной центральной и 2 боковыми дуговидными жилками. Тычинок 6 (7), тычиночные нити у основания широкие, такой же длины, как лепестки. Завязь 2-гнездная, удлиненно-воронковидная. Плод и косточка от эллиптической формы до продолговатой, с гладкой или мелкоребристой поверхностью, 5 мм дл. Эндосперм зернистый. Цв. — XI, пл. — III.

Typus: Viet Nam, Gialai-Kontum, Mang-yang, 700—800 m, 30 XI 1978, N 104, Ha Tue (isotypi — HN! HM! LE!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 700—800 м над ур. м.

Specimina examinata: Quangnam-Danang, Quangnam, Truong Son, VII 1971, N 7723, Le Kim Bien (HN, LE); Gialai-Kontum, Mang Giang, mont. Chu To Moc, 30 XI 1978, N 104, Ha Tue (HN, LE); там же, Dac Glay, Dac Choong, 15 III 1978, N 348, Phuong (HN, LE); Lam Dong, Don Duong, Ca Do, 2 I 1983, N 001 143, Г. П. Яковлев и др. (HN, LE); там же, Da Lat, Datala, 31 XII 1982, N 001 090, Г. П. Яковлев и др. (HN, LE).

3. *M. vidalii* Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 41, pl. 1, 1—3.

Кустарник около 3 м выс. Ветви зеленовато-серые. Листья 3 (1—2)-листочковые. Черешок 3—20 см дл. Черешочки 1—5 см дл. Листочки 6—16 см дл. и 2.5—6 см шир., бумажистые, от ланцетных до яйцевидных, иногда обратнояйцевидные, с асимметричным и в большинстве случаев клиновидным, реже закругленным основанием и острой верхушкой, с маленькими зубчиками по краю; нижняя поверхность покрыта чешуйками желтого цвета. Боковых жилок 4—6 пар, мало заметных сверху, отчетливых снизу; третичные жилки незаметные. Соцветие терминальное, ложная кисть зонтиков, состоящая из 3—9 зонтиков, около 7 см дл., покрыта чешуйками. Ножки зонтиков около 3 см дл. Диаметр зонтика 2.5 см. Цветков в зонтике 7—15. Цветоножки 1 см дл. Цветки 7—9-членные, 9—10 мм в диам. Трубка чашечки вместе с 7—9 зубцами около 3.5 мм выс. Лепестки яйцевидно-треугольные, 3.5 мм дл., с одной жилкой. Тычинок 7—9, тычиночные нити длиннее лепестков. Завязь 2-гнездная. Плод неизвестен.

Typus: Viet Nam, Gialai-Kontum, entre Dak Dru Dak et Dak Bau Khong, 30 I 1947, N 32 905, Poilane (P!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 1000—1100 м над ур. м.

4. *M. decandrus* Hoo, 1965, Acta Phytotax. Sin. 12, Add. 1 : 164; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Republ. Popular. Sin. 54 : 129, pl. 17 (1—4); Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 42; Грушв., Скворц. и др. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 180. — *M. undulatus* auct. non Seem. : Li, 1942, Sargentia, 2 : 61, p. p. — *M. oreophilus* auct. non Miq. : Li, 1942, l. c. : 61, p. p.

Дерево 5—7 м выс., ствол 18—30 см в диам., ветви серые, с продольными бороздками и чечевичками. Листья 3—5 (2)-листочковые. Черешок тонкий, 2.5—14 см дл., у основания несколько вздутый. Черешочки 1—5 см дл. Листочки 8—16 см дл. и 3—9 см шир., бумажистые, от продолговатых до эллиптических, основание от тупого до широкого и конического, верхушка от внезапно хвостатой до заостренной, край цельный (редко зубчатый — в верхней части пластинки). Боковых жилок 4—6 пар, выступающих на обеих сторонах; третичные жилки незаметные. Соцветие — ложная кисть зонтиков, 8—12 см дл.; боковые

ветви с одним зонтиком на конце, в средней их части имеется одна пара брактей. Ножки зонтиков 1.5—2 см дл. Диаметр зонтика 2.5 см. Цветков в зонтике много. Цветоножки 8 мм дл. Цветки 7—10-членные. Трубка чашечки 2 мм выс., из 7—10 треугольных зубчиков, голая. Лепестки треугольно-яйцевидные, 3.5 мм дл. Тычинок 7—10, тычиночные нити 4 мм дл. Завязь 2-гнездная; стилодиев 2, сросшихся вместе, в цветках 0.5 мм дл., при плоде 2.5 мм дл. Плод продолговатый, 8—9 мм в диам. Цв. — II, пл. — V.

Typus: Hainan, Na-pang, 27 feb. 1937, N 25 484, S. K. Lau (IBY).

Общ. распр.: Хайнань.

Экология: берега речек.

Specimina examinata: Quangnam-Danang, Quangnam, Tra My, Tra Cang, село 7, по берегу реки Tra, 21 V 1983, N 117, Hoat, Tan, Phuoc, fr. (HNPM!).

5. *M. simplicifolius* Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 42, pl. 1 (4—5).

Дерево до 10 м выс. Ветви желтовато-зеленые. Листья простые, цельные (по Шангу, «иногда сложные, 2—3-листочковые».[2] Черешок у 1-листочковых листьев 1.5—10, у 2—3-листочковых листьев — 7—30 см дл. Черешочки 0.8—4 см дл., с канальцем сверху. Листочки 9—15 (иногда 7—21) см дл. и 4.5—7 (иногда 3.5—11) см шир., бумажистые, иногда кожистые, от эллиптических до продолговатых, в большинстве случаев с клиновидным, реже закругленным основанием и острой или немного хвостатой верхушкой, цельнокрайные. Боковых жилок 5—7 пар, заметных с обеих сторон. Соцветие — ложная кисть зонтиков, 7—10 см дл., покрыта чешуйками. Ножки зонтиков 1—6 см дл. Диаметр зонтика около 2 см. Цветков в зонтике 15. Цветоножки 4—8 мм дл. Цветки 7—8-членные, 6—7 мм в диам. Трубка чашечки вместе с 7—8 зубцами около 3 мм выс. Лепестки треугольные, 3 мм дл. Тычинок 7—8, тычиночные нити около 2 мм дл. Завязь 2-гнездная. Плод продолговатый, с гладкой поверхностью, 8—9 мм в диам., колонка 2 мм дл., плодоножка 0.8—1.5 см дл.

Typus: Viet Nam, Binh Tri Thien, massif de Dong Tri, N 10 949, Poilane (P!), en forêt, de 600 à 1800 m d'altitude.

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

6. *M. skvortsovii* Ha, 1984, Tap Chi Sinh Vat Hoc, 6, 2 : 22, fig. 1; Грушв., Скворц. и др. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 180.

Кустарник 4—5 м выс. Листья обычно сложные, 3-листочковые, под соцветием простые, цельные. Черешок 2.5—10 см дл. Черешочки 0.5—3 см дл. Листочки 5—12 см дл. и 2.5—5 см шир., эллиптические, с клиновидным основанием, с коротким закругленным остроконечием и цельным краем. Боковых жилок 4—5 (6) пар; третичные жилки редкие, неясные. Соцветие — ложная кисть зонтиков, около 12 см дл.; главная ось 5—7 см дл.; боковые ветви с одним зонтиком на конце, в средней их части имеется одна пара брактей. Ножки зонтиков 3—5 см дл. Диаметр зонтика 2—2.5 см. Цветков в зонтике 15—20. Цветоножки около 1 см дл., место сочленения без чашевидного образования. Цветки 8 (7—9)-членные. Трубка чашечки маленькая, 0.5 мм выс., в виде воланчика. Лепестки треугольные, 3—4 мм дл., с одной мощной жилкой. Тычинок 8 (7—9), тычиночные нити расширяющиеся к основанию, такой же длины, как лепестки. Завязь 2 (4)-гнездная, сплющенной формы. Плод шаровидный, с ребристой поверхностью. Семена сплюснутые с боков. Цв. и пл. одновременно в январе.

Typus: Viet Nam, Quangnam-Danang, Quangnam, лес Truong Son, 800—1000 m, I 1970, N 7720, Le Kim Bien, fl. a. fr. (HN! isotypus — LE!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 800—1000 м над ур. м.

Specimina examinata: Quangnam-Danang, Quangnam, Truong Son, I 1970, N 7720, Le Kim Bien (HN, LE).

7. *M. baviensis* (Viquier) Shang, 1983, Bull. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 46. — *Acanthopanax baviensis* Viguier, 1909, Ann.

---

[2] У просмотренного нами типового экземпляра все листья были простыми, цельными, однолисточковыми. Вопрос о наличии у этого вида 2—3-листочковых листьев требует дальнейшей проверки.

Sci. Nat. (Paris), 9 sér., 9 : 324; id., 1923, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 2 : 1166.

Лозовидный кустарник. Листья 1—3-листочковые. Черешок 2—11 см дл. Черешочки у боковых листочков около 1, у терминальных — 2—2.5 см дл. Листочки 7—12 см дл. и 2—5 см шир., более или менее кожистые, от яйцевидных до ланцетных, с оттянутым основанием и заостренной верхушкой, слегка завернутым вниз краем, где с промежутками размещены маленькие зубцы, с маленькими чешуйками снизу. Боковых жилок 4—5 пар, заметных на нижней поверхности. Сеть третичных жилок слабая, заметная на нижней стороне. Соцветие — ложная кисть зонтиков или метелка зонтиков (в этом случае боковые ветви часто бывают супротивными, расширены к их верхнему концу и имеют ярко выраженную артикуляцию), 5—7 см дл., покрыта чешуйками, состоит из 2—6 зонтиков. Цветков в зонтике 15—20. Ножки зонтиков 2—3 см дл. Цветоножки 6—10 мм дл. Цветки 5-членные. Трубка чашечки образует кайму 0.5 мм выс. из 5 крошечных зубчиков, снабженных жесткими ресничками по краю. Лепестки толстые, снабженные медианным внутренним гребешком, сросшиеся в калиптру. Тычинок 5, тычиночные нити короткие. Завязь 2 (3)-гнездная. Стилодии сросшиеся, исключая верхнюю их часть, с 2 рыльцами. Плод неизвестен. Цв. — X.

Typus: Viet Nam, Ha Son Binh, mt. Bavi, 800—1000 m, N 3461, Balansa (P!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 800—1000 м над ур. м.

Specimina examinata: Viet Nam, Ha Bac, Yen The, Dong Vuong, 16 IX 1976, N 5476,[3] Nguyen Ba Hoat (HN, LE); Ha Noi, mt. Bavi, 2 V 1970, N 1680, s. n. (LE).

8. *M. schmidii* Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér, 5, sect. B, Adansonia, 1 : 50, pl. 3.

Дерево до 10 м выс. Листья 5 (3)-листочковые. Черешок 4—15 см дл. Черешочки 0.4—3 см дл. Листочки 4—12 см дл. и 1.5—6 см шир., бумажистые, ромбовидно-эллиптические, с оттянутым основанием и заостренной верхушкой, цельнокрайные, голые с обеих сторон. Боковых жилок 3—5 пар, заметных с обеих сторон. Третичные жилки почти невидимые. Соцветие — кисть зонтиков, около 7 см дл.; брактеи широкояйцевидные, хвостатые, 3—4 мм дл. Ножки зонтиков тонкие, около 1 см дл., несут по одному зонтику, 1.5 см в диам. Цветоножки около 8 мм дл. Трубка чашечки вместе с (5) 6 зубцами около 2 мм выс. Цветки (5) 6-членные. Лепестки 2 мм дл., с 3 жилками. Тычинок (5) 6, тычиночные нити тонкие, 3.5 мм дл. Завязь 2-гнездная. Плод неизвестен.

Typus; Viet Nam, Lam Dong, env. de Dalat, sept. 1962, s. n., Schmid (P!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 1000—1200 м над ур. м.

9. *M. sessilis* Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 44, pl. 2 (1—2).

Кустарник около 3 (5) м выс. Листья (2) 3 (5)-листочковые; латеральные листочки сидячие или почти сидячие, центральные на длинном черешочке до 8 см дл. Черешок 2—14 см дл. Черешочков у боковых листочков почти нет или около 3 мм дл., у терминальных — 0.5—2 см дл. Листочки 5—15 см дл. и 3—7 см шир., бумажистые, от эллиптических до продолговато-эллиптических, с клиновидным или тупым (округленным) основанием и удлиненно-остроконечной или короткохвостатой верхушкой, голые с обеих сторон, цельнокрайные (реже зубчатые в верхней части пластинки). Боковых жилок слегка дуговидных и анастомозирующих по краю около 5 пар; третичные жилки незаметные. Соцветие — ложная кисть зонтиков, около 12 см дл., покрыта чешуйками; боковые ветви 4 см дл., большей частью горизонтально расходящиеся, с одним зонтиком на конце. Диаметр зонтика 1.5—2 см. Цветков в зонтике (10) 15—20.

---

[3] № 5476 отличается от типового образца неравнобокими в основании листочками и несколько более резко выступающей сетью жилок. При наличии бóльшего материала, сопоставимого по фенологическому состоянию с типовым образцом, может оказаться самостоятельным видом.

Ножки зонтиков около 3 см дл. Цветоножки 5—7 мм дл. Цветки 5-членные. Трубка чашечки вместе с 5 неясно выраженными зубцами около 1.5 мм выс. Лепестки треугольно-яйцевидные, 3 мм дл., с 3 жилками. Тычинок 5, тычиночные нити у основания широкие, 4 мм дл. Завязь 2-гнездная. Плод неизвестен. Цв. — II.

Typus: Viet Nam, Lang Son, Dong Dang, N 1358, Balansa (P! isotypi — K! LE!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте 300—400 м над ур. м., берега речек.

Этот вид сближают с *M. undulatus* var. *simplex* Li, но он отличается наличием сидячих латеральных листочков, более крупными цветками и иным жилкованием.

10. *M. membranifolius* Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 50, pl. 2 (3—6).

Деревцо около 6 м выс. Листья 3-листочковые. Черешок 3—15 см дл., тонкий. Черешочки 0.4—3 см дл. Листочки 5—14 см дл. и 2.5—5.5 см шир., бумажистые, от эллиптических до ланцетных, с оттянутым основанием и заостренной верхушкой, голые с обеих сторон. Боковых жилок 4—7 пар, отчетливые; третичные жилки хорошо заметны особенно снизу. Соцветие — ложная кисть зонтиков, 8—14 см дл., голое или слабочешуевидное. Диаметр зонтиков около 2 см. Цветков в зонтике около 30. Ножки зонтиков 2—4 см дл. Цветоножки 5—9 мм дл. Цветки 5-членные. Трубка чашечки вместе с 5 зубцами около 1.5 мм выс. Лепестки 2 мм дл. Тычинок 5, тычиночные нити 3 мм дл. Завязь 2 (3)-гнездная. Плод неизвестен.

Typus: Viet Nam, Ha Son Binh, entre Hoa Binh et Vu Ban, 2 II 1940, N 6991, Petelot (P!).

Общ. распр.: Вьетнам, эндемик.

Экология: горные леса на высоте около 800 м над ур. м.

11. *M. undulatus* (Wall. ex G. Don) Seem. 1864, Journ. Bot. (London) 2 : 294, cum fig.; id. 1868, Revis. Heder.: 20; C. B. Clarke, 1879, in Hook. fil., Fl. Brit. Ind. 2 : 738; Dunn, 1911, Journ. Linn. Soc. London (Bot.) 39 : 466; Chung, 1924, Mem. Sci. Soc. China, 1 : 187; Merr. 1932, Lingnan Sci. Journ. 11 : 49; Li, 1942, Sargentia, 2 : 61; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Republ. Popular. Sin. 54 : 130; Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 47. — *Hedera undulatum* Wall. ex G. Don, 1834, Gen. Syst. (Gen. Hist.), 3 : 394. — *Macropanax concinnum* Miq. 1864, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Batav. 1 : 220; Viguier, 1923, in Lecomte, Fl. Gén. Indo-Chine, 2 : 1165.

a) var. *undulatus.*

Дерево или лиана до 15 м выс. Листья 3—5-листочковые. Черешок 10—15 см дл. Черешочки 1.5—5 см дл. Листочки 10—15 см. дл. и 1.5—5.5 см шир., бумажистые, от эллиптических до ланцетных и яйцевидных, основание от остроклиновидного до закругленного, верхушка заостренная, голая с обеих сторон, край цельный, реже мелкозубчатый. Боковых жилок около 6 пар; третичные жилки незаметные. Соцветие — метелка зонтиков, реже ложная кисть, 20—40 см дл.; главная ось 15—30 см дл.; боковые ветви восходящие, до 15 см дл. Все части соцветия голые. Ножки зонтиков около 1 см дл., чаще всего супротивные, 1—2 пары, или очередные, реже вместо них только брактеи. Диаметр зонтика 1—2.5 см. Цветков в зонтике около 10. Цветоножки 5—10 мм дл., на месте сочленения нет чашевидного образования. Цветки 5-членные. Трубка чашечки вместе с 5 неясно выраженными широкотреугольными, мясистыми зубцами около 1 мм выс. Лепестки треугольно-яйцевидные, 1.5—2 мм дл., с одной жилкой. Тычинок 5, тычиночные нити у основания широкие, такой же длины, как лепестки. Завязь 2-гнездная. Плод от продолговатого до эллиптического, с ребристой поверхностью, 5—8 мм дл., диск при плоде приподнимающийся. Внешняя поверхность косточки с неясно выраженными ребрами. Эндосперм руминированный. Цв. — I (IX), пл. — V—VI (XI).

Typus: Inde, Khasia, N 4916, Wallich (holotypus — K; isotypi — LE! GW).

Общ. распр.: Китай (Гуйчжоу, Юньнань, Гуанси-Чжуанский авт. р-н,

Хайнань), Бутан (Сикким), Индия (Ассам, г. Кхаси), Бангладеш (Силхет), Бирма.

Экология: горные леса на высоте 400—2200 м над ур. м.

Specimina examinata: Ha Son Binh, Son Tay, Hoa Binh, Nha Bo, 13 XII 1969, N 83, И. В. Грушвицкий и др. (HN, HNPM, LE).

b) var. *simplex* Li, 1942, Sargentia, 2 : 62; Hoo et Tseng, 1978, Fl. Republ. Popular. Sin. 54 : 131; Nguyen Tien Ban, Tran Dinh Dai, Phan Ke Loc, 1983, Fl. Tayngyuennensis Enum. (Ha Noi) : 46; Shang, 1983, Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris, 4 sér., 5, sect. B, Adansonia, 1 : 48; Грушв., Скворц. и др. 1985, Новости сист. высш. раст. 22 : 179.

Typus: Chine, Yunnan, Che-li Hsien, sept. 1936, N 75 889, C. W. Wang (A!).

От типа отличается наличием соцветия — ложной кисти зонтиков (вместо метелки зонтиков); боковые ветви соцветия простые, неветвящиеся, с двумя парами брактей, заканчиваются одним зонтиком. Ножки зонтиков 2—3 см дл. (вместо 1 см дл.). Лепестки с 3 жилками (вместо 1 жилки).

Общ. распр.: Китай (Юньнань).

Экология: горные леса на высоте около 300 м над ур. м., берега речек.

Specimina examinata: Son La, Thuan Chau, Ban Sai, 7 VII 1976, N 040, Н. Т. Скворцова и др. (LE); Nghe Tinh, Nghe An, Qui Chau, 24 VIII 1965, N 4195, китайские ботаники (HN); Gialai—Kontum, Dac Glay, Dac Choong, Dac Tinh, Ngoc Linh (HN).

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В., *Скворцова Н. Т.*, *Ха Тхи Зунг*, *Арнаутов Н. Н.* Конспект семейства *Araliaceae* Juss. флоры Вьетнама. — Нов. сист. высш. раст., 1985, т. 22, с. 153—191. — *Backer C. A.* Flora of Java. Groningen, 1965, vol. 2. 172 p. — *Ha Thi Dung.* Môt loài mói cua chi *Macropanax* Miq. (*Araliaceae*) o Viet Nam. A new species of genus *Macropanax* Miq. (*Araliaceae*) from Viet Nam. — Tap chi Sinh vat hoc, 1980, vol. 2, N 3, p. 28—29. — *Ha Thi Dung.* Chi *Macropanax* Miq. (*Araliaceae*) và môt loai moi cua chi nay ó Viet Nam. Genus *Macropanax* Miq. (*Araliaceae*) and one new species of this genus in flora Viet Nam. — Tap chi Sinh vat hoc, 1984, vol. 6, N 2, p. 22—24. — *Hoo G.*, *Tseng Ch.-j.* Contributions to the *Araliaceae* of China. — Acta Phytotax. Sin., 1965, vol. 12, Ad. 1, p. 129—176. — *Miquel F. A. G.* Flora Indiae Batavae. Amsterdam, 1855, vol. 1. 1116 p. — *Miquel F. A. G. Araliaceae* novae, adiecta etc. — An. Mus. Bot. Lugduno-Batavi. Amsterdam, 1863—1864, vol. 1, p. 1—27, 220. — *Regel E. Araliaceae.*— Gartenflora, 1863, Jahrg. 12, s. 275—276. — *Seemann B.* Revision of the natural Order *Hederaceae.* — J. Bot. (London), 1864, vol. 2, p. 293—294. — *Shang Chih-bei.* Several new species and varieties of *Araliaceae* from China. — Acta Phytotax. Sin., 1980, vol. 18, N 1, p. 89—95. — *Shang Chih-bei.* Révision du genre *Macropanax* Miq. (*Araliaceae*). — Adansonia, 1983, sér. 4, t. 5, N 1, p. 29—52.

Химико-фармацевтический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 VII 1986.

УДК 582.542.1 (571.1)

Бот. журн., т. 72, № 3

О. Д. Никифорова

НОВЫЙ ВИД РОДА *LIMNAS* (*POACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *LIMNAS* (*POACEAE*)

Описан новый для науки вид *Limnas malyschevii*, обычный на плато Путорана и к востоку от него.

Эндемичный для территории СССР род болотник *Limnas* Trin. представлен, по данным Р. Ю. Рожевица (1934) и Н. Н. Цвелева (1976), двумя видами: *L. stelleri* Trin. и *L. vereschaginii* Kryl. et Schischk. Первый вид описан C. Trinius (1820). Типовым материалом послужили гербарные коллекции, собранные

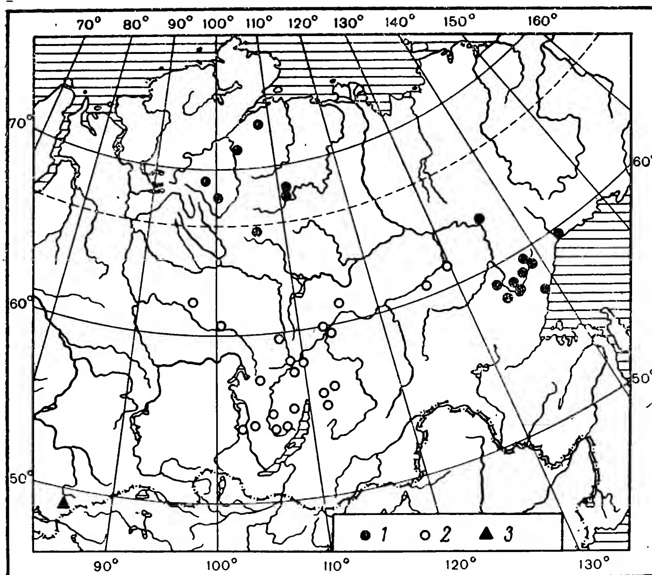


Рис. 1. Распространение видов рода *Limnas*.

1 — L. malyschevii, 2 — L. stelleri, 3 — L. vereschaginii.

Г. В. Стеллером «между Якутском и Охотском»; второй — П. Н. Крыловым и Б. К. Шишкиным (1927) по сборам Верещагина с Нарымского хребта (Алтай) и до сих пор известен только с белков Катон-Карагая.

Исследование гербарных коллекций по роду *Limnas* в гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (г. Новосибирск), где в настоящее время хранятся превосходные сборы с плато Путорана, а также Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград) выявило, что *L. stelleri* s. l. представлен двумя хорошо обособленными морфолого-географическими расами. Северная имеет плотную дерновину и многочисленные короткие прикорневые листья; распространена от плато Путорана до берегов Охотского моря на востоке. Южная географическая раса характеризуется наличием рыхлой дерновины и малочисленных длинных (достигающих соцветия) листьев, обычна на водоразделе рек Ангары и Лены (к югу от широты г. Якутска), единично отмечена в бассейне р. Подкаменная Тунгуска (рис. 1).

L. stelleri описан по сборам Стеллера, путешествовавшего в 1740—1745 гг. по Сибири (маршрут его пролегал от Иркутска до Камчатки через Якутск и Охотск (Бородин, 1908).

Типовой экземпляр из гербария Фишера снабжен многочисленными этикетками. Оригинальная этикетка такова: «Gram. panicul. d. 17 Maii in montosis sylvis», без указания места сбора и коллектора. Сверху позже дописано: «Herb. Fischeri», а ниже: «Stelleri in Kamtsch. lectam.». Так как установлено, что на Камчатке род *Limnas* вообще не встречается, рукой В. Л. Комарова сделано дополнение: «Охотск-Аян. Собр. Редовский».

Образец, под которым сосредоточены все надписи, имеет длинные, превышающие соцветие прикорневые листья, что отмечено также в рукописном диагнозе Палласа, прикрепленном на гербарном листе, и по своему облику представляет собой южную географическую расу, распространение которой на востоке ограничено долиной р. Лены. Севернее и восточнее г. Якутска она не встречается.

Д. И. Литвинов (1909) отмечает, что Стеллер с 24 мая по 15 июня пробыл в Якутске. Как указано выше, оригинальная этикетка датирована 17 мая. По-видимому, типовые сборы были произведены к югу от Якутска, между Якутском и Киренском. Следовательно, название *L. stelleri* должно относиться к южной морфолого-географической расе.

На том же гербарном листе имеется еще один экземпляр, прикорневые листья у которого в несколько раз короче генеративного побега. Вероятно,



Рис. 2. *Limnas vereschaginii* (*А*), *L. stelleri* (*В*) и *L. malyschevii* (*Б*).

к нему относится указание Комарова, что он собран Редовским между Охотском и Аяном. Этот экземпляр принадлежит к северной географической расе, обычной на плато Путорана и к востоку от него. По нашему мнению, ее необходимо выделить в качестве нового вида — *L. malyshevii.*

L. malyschevii Nikiforova sp. nov. — Planta perennis, compacte caespitosa, 20—30 cm alta. Rhizoma breve, surculis subterraneis repentibus nullis. Folia radicalia numerosa, longitudinaliter convoluta, 0.5—0.7 mm lata, brevia, culmo duplo-triplo breviora, subtus plerumque glabra, rarius aculeolata. Inflorescentia — panicula laxa, 1.5—3.0 cm longa, 0.5—0.7 cm lata, ramulis scabris sursum directis. Spiculae pallide violaceae, sub finem vegetationis flavidae. Glumae 2.7—3.2 mm longae, lanceolatae, nervis duobus lateralibus manifeste percursae, dorso scabrae, ad carinam (prope apicem copiosius) breviter aculeolatae. Lemma late lanceolatum, nervis lateralibus subinconspicuis, glabrum, nitidum, spiculae aequilongum, arista firma geniculata, spiculam ad 6—7 mm superante

terminatum. Palea superior anguste lanceolata, paleacea, lemmate brevior. Antherae 1.9—2.0 mm longae.

T y p u s: Putorana, lacus Chaja—Kjuel, in subalpinis, ad declive schistosum, 4 VIII 1972, L. I. Malyschev (LE, isotypus NS).

A f f i n i t a s. Species *L. stelleri* affinisest a qua tamen caespite compacto, surculis subterranis repentibus nullis, foliis brevibus convolutis culmo duplo-triplo brevioribus, spiculis minoribus (2.7—3.2 mm longis) necnon oecologia differt. *L. malyschevii* in depositibus carbonaticis lapidosis regionis subalpinae et in dryadeto curvisilvae laricinae viget, *L. stelleri* vero in laricetis pinetisque regionis montanae obvia est.

Многолетнее плотнодерновинное растение, 20—30 см выс. Корневище короткое, без подземных побегов. Прикорневые листья многочисленные, вдоль свернутые, 0.5—0.7 мм шир., короткие, в 2—3 раза короче стебля, с нижней стороны обычно голые, реже покрыты шипиками. Соцветие — рыхлая метелка 1.5—3.0 см дл., 0.5—0.7 см шир., с шероховатыми вверх направленными веточками. Колоски светло-фиолетовые, к концу вегетации желтоватые. Колосковые чешуи 2.7—3.2 мм дл., ланцетовидные, с двумя четко выраженными боковыми жилками, по спинке шероховатые, по килю с короткими шипиками, особенно обильными близ верхушки. Нижняя цветковая чешуя широколанцетная, с неясными боковыми жилками, голая, блестящая, по длине равна колоску, с коленчато согнутой крепкой остью, превышающей колосок на 6—7 мм. Верхняя цветковая чешуя узколанцетная, пленчатая, короче нижней. Пыльники 1.9—2.0 мм дл.

Т и п: Путорана, озера Хая-Кюель, в подгольцовом поясе, на щебнистом склоне, 4 VIII 1972, Л. И. Малышев (LE, изотип NS).

Р о д с т в о. Близок к *L. stelleri*. Отличается плотной дерновиной, отсутствием подземных побегов, короткими свернутыми листьями, в 2—3 раза короче стебля, а также более мелкими колосками (2.7—3.2 мм дл.). Кроме этого, виды имеют разную экологию. *L. malyschevii* произрастает на каменистых карбонатных отложениях подгольцового пояса и в дриадовых сообществах лиственничного криволесья, *L. stelleri* обычен в сосновых и лиственничных лесах горного пояса.

Анализ морфологических признаков выявил, что наиболее обособлен в роде *L. vereschaginii*. Наличие длинных ресничек по килям колосковых чешуй, скученной метелки, плотной обертки из широких светло-бурых листьев у основания стеблей резко отличает его от других видов (рис. 2, *А*).

L. stelleri s. str. занимает промежуточное положение между *L. vereschaginii* и *L. malyschevii*. По вегетативным органам (рыхлая дерновина, наличие подземных побегов и плоских прикорневых листьев) он близок к *L. vereschaginii*, по размерам колоска, длине и форме остей, отсутствию длинных ресничек по килям колосковых чешуй — к *L. malyschevii* (рис. 2, *Б*, *В*).

Все три вида рода *Limnas* произрастают в высокогорьях в альпийском или верхнем лесном горных поясах.

ЛИТЕРАТУРА

Бородин И. Коллекторы и коллекции по флоре Сибири. СПб., 1908. 245 с. — *Крылов П. Н., Шишкин Б. К.* Новый вид рода *Limnas* Trin. — Сист. зам. герб. Томск. ун-та, 1927, № 4, с. 1—3. — *Литвинов Д. И.* Библиография флоры Сибири. СПб., 1909. 458 с. — *Рожевиц Р. Ю.* Болотник — род *Limnas* Trin. — В кн.: Флора СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 165—166. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с. — *Trinius C. B.* Fundamenta Agrostographiae. Viennae, 1820. 214 p.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 VII 1986.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08

Т. В. Гендельс

ПРИГОТОВЛЕНИЕ ПРЕПАРАТОВ ПРОСВЕТЛЕННЫХ ЛИСТЬЕВ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ИХ ЖИЛКОВАНИЯ

T. V. GUENDELS. PREPARATION PROCEDURE FOR CLEARING LEAVES TO STUDY THEIR VENATION

Подробно описывается способ приготовления препаратов листьев, который позволяет изучать архитектуру листа, включая самые мелкие элементы: ареолы и свободные окончания жилок. Серийные препараты листьев могут использоваться в филогенетических, систематических, экологических и других исследованиях, привлекающих признаки жилкования листа. Описаны методы получения фотографий препаратов.

Жилкование листьев, особенно древесных цветковых растений, является важным объектом описательной и сравнительной морфологии вегетативных органов. Признаки жилкования все чаще используются при решении вопросов экологии, систематики и филогении ископаемых и современных растений. Для этих целей в настоящее время широко применяются различные методики приготовления просветленных препаратов листьев. Некоторые из них (Kurth, 1978; Postek, 1978; Ramhy, Nayyar, 1978; Rao e. a., 1980) позволяют получить препараты частей листа, заключенные в пластик и удобные для микрофотографирования. Однако приготовление таких препаратов требует, как правило, длительной обработки, иногда до нескольких недель. Кроме того, для некоторых из них необходимы специальные, труднодоступные реактивы. С помощью других методик (Mouton, 1972; Анели, 1977) можно получать препараты, изолированных от мезофилла и эпидермы жилок. К сожалению, в этом случае нарушаются конфигурация и сохранность самых мелких элементов жилкования.

Предлагаемая нами методика имеет в своей основе принцип, общий для всех методик подобного рода, включающих обесцвечивание листьев, просветление и окрашивание. Но в нашей методике используются наиболее распространенные отечественные реактивы. Кроме того, в ходе выполнения методики не нарушается целостность листьев.

Предлагаемая нами методика состоит в следующем:

1) Свежие, фиксированные или высушенные листья помещают в раствор NaOH. Концентрация щелочи и время обработки в ней различны и зависят от текстуры листа, содержания в нем различных включений (таннины, слизи и т. п.) и определяются в основном опытным путем. Листья опада растений умеренных широт (клен, липа, боярышник и т. п.), в которых хлорофилл разрушен, выдерживают в 10 %-ном растворе щелочи в течение 48—72 ч. В случае наличия в листьях таннинов и других включений листья лучше вначале помещать в менее концентрированный раствор щелочи, но на более продолжительное время. Периодически раствор желательно заменять свежим, увеличивая при этом его концентрацию. Для плотных, кожистых или суккулентных листьев концентрацию щелочи можно увеличить до 40—50 %.

2) Вынутые из щелочи листья тщательно промывают водой и затем помещают в раствор жавелевой воды до полного исчезновения окраски (1—2 ч).[1]

[1] Приготовление растворов хлоралгидрата и жавелевой воды по Г. Г. Фурст (1979) приводится в конце статьи.

Отбеливание в жавелевой воде производят на свету (поскольку она разрушает не только хлоропласты, но также цитоплазму и кутиновые вещества, важно не передерживать листья в ней).

3) После отбеливания листья промывают водой, затем на 1—2 мин помещают в 1 %-ный раствор уксусной кислоты и снова промывают водой.

4) Для просветления листья помещают в раствор хлоралгидрата на 10—14 ч с последующей промывкой в дистиллированной воде, а затем 30 мин выдерживают в 50 %-ном спирте для придания им жесткости перед окрашиванием. Благодаря тому, что хлоралгидрат растворяет эфирные масла, в нем происходят не только просветление, но и дополнительное отбеливание.

5) Окрашивают листья в 50—70 %-ном спиртовом растворе сафранина. Для приготовления раствора порошок сафранина растворяют в 70—96 %-ном спирте, затем раствор фильтруют и в том случае, если раствор получился слишком темным, его разбавляют 96 %-ным спиртом. Время окраски зависит от консистенции листа и тщательности предыдущей обработки: насколько хорошо листья отмывались от растворов щелочи, жавелевой воды и хлоралгидрата. Листья вяза, клена, липы окрашиваются в течение 0.5—2 ч. Для суккулентных листьев требуется большее время для окраски.

Концентрация спирта, используемого для приготовления раствора сафранина, должна быть выше концентрации спирта, в котором лист выдерживался перед окраской. При неровном окрашивании листья помещают на непродолжительное время в 96 %-ный спиртовой раствор сафранина, постоянно контролируя под бинокулярной лупой интенсивность окраски.

6) В случае слишком интенсивного окрашивания мезофилла и эпидермы избыток красителя удаляют путем промывания листьев в 96 %-ном спирте в течение 10—15 мин. Иногда эту процедуру необходимо повторить 2—3 раза.

7) После удаления излишней окраски лист 2—3 дня выдерживают в воде, регулярно заменяя окрашенную воду свежей.

8) Вынув листья из воды, их помещают между 2 слоев капрона (для этой цели могут подойти тонкие капроновые ленты) и сушат в фильтровальной бумаге под прессом 2—3 дня. Для полного высушивания листья вынимают из капрона и сушат в фильтровальной бумаге под прессом. В дальнейшем их можно монтировать на картон и использовать для работы.

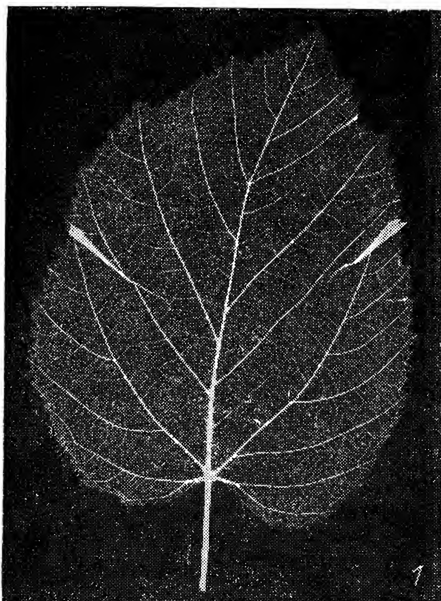
Несколько общих замечаний по описанной методике.

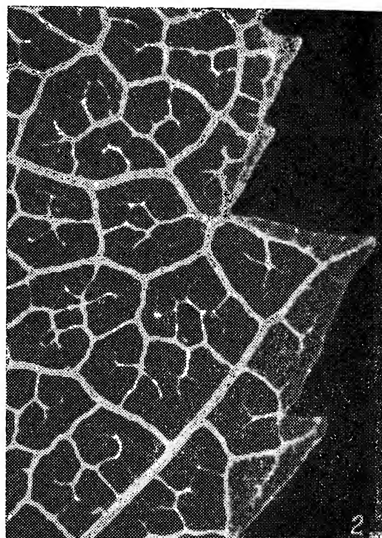
Хорошие результаты в некоторых случаях (особенно, когда листья собраны в середине вегетации) дает замена обработки щелочью кипячением листьев в 100 %-ной уксусной кислоте до полного исчезновения хлорофилла в них (1—2 мин). На 1 лист средних размеров необходимо взять 70—100 мл кислоты. Эту процедуру необходимо выполнять в вытяжном шкафу с особой осторожностью. Обесцвеченные таким образом листья выдерживают в течение суток в воде, неоднократно обновляя ее, поскольку после уксусной кислоты листья становятся крайне ломкими. Дальнейшая обработка листьев проводится, начиная с п. 4.

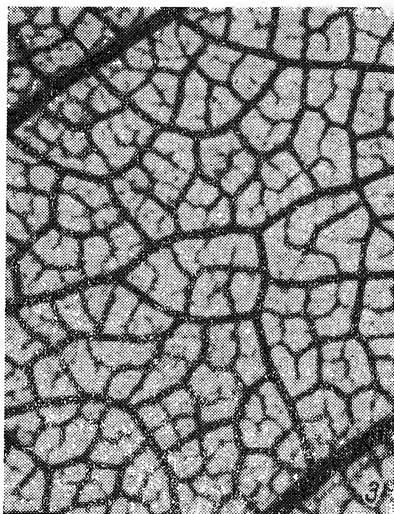
Спирт, оставшийся после удаления излишков красителя из листа, профильтровав, можно использовать для приготовления спиртового раствора сафранина.

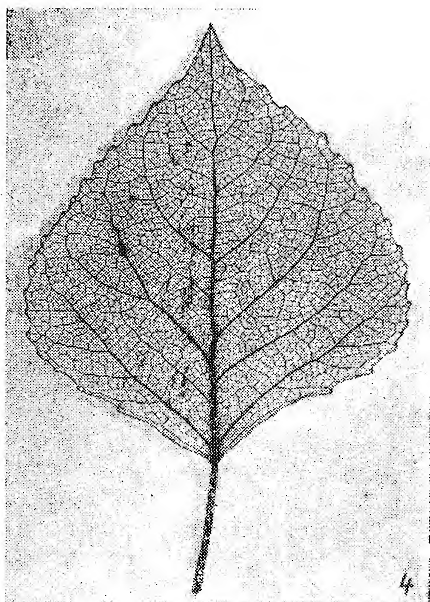
Чтобы не снижалась концентрация используемых в работе реактивов, листья после промывания водой слегка высушивают, помещая их между слоями фильтровальной бумаги. У суккулентных или имеющих многослойную, сильно кутинизированную эпидерму листьев перед окраской можно снять эпидерму с одной стороны листа. У сильно опушенных листьев волоски удаляют препаровальной иглой под бинокулярной лупой.

Изображения листьев можно получить несколькими способами. Общий вид жилкования листа в натуральную величину (см. рисунок, *1*) — путем контактной печати на фотобумагу. Однако у мелких листьев изображение получается неясным. В этом случае и для получения изображения деталей листа (см. рисунок, *2*, *3*), его сначала снимают на пленку или пластину в проходящем свете, помещая между двух стекол, приподнятых над подсвеченным фоном. Кроме того, увеличенное до желаемых размеров изображение листа или его части (см. рисунок, *2*) можно получить, используя препарат листа в качестве негатива. Этот способ особенно рекомендуем использовать для неравномерноокрашенных листьев.









1 — *Acer tataricum*, лист в натуральную величину; *2* — *A. tataricum*, деталь жилкования, ×12; *3* — *Populus deltoides*, деталь жилкования, ×12; *4* — *P. deltoides*, лист в натуральную величину.

Приготовление жавелевой воды

Состав растворов: I. 20 г хлорной извести ($CaCl_2O \cdot 3H_2O$), 100 мл дистиллированной воды. II. 15 г углекислого калия (K_2CO_3), 100 мл дистиллированной воды.

Способ приготовления. Хлорную известь взбалтывают и дают отстояться в дистиллированной воде, затем оба раствора смешивают и оставляют стоять в течение 4 сут в темном месте, после чего фильтруют. Готовую жавелевую воду хранят в темном месте в хорошо закупоренной банке.

Приготовление раствора хлоралгидрата

Состав раствора: 8 частей хлоралгидрата, 2 части дистиллированной воды.

ЛИТЕРАТУРА

А. с. № 575066 (СССР). Способ выявления жилок листа / Анели Д. Н. — Опубл. в Б. И., 1977, 39. — *А. С. № 1209100 (СССР)*. Способ приготовления препаратов просветленных и окрашенных листьев / Буданцев Л. Ю. Гендельс Т. В. — Опубл. в Б. И., 1986, № 5. — *Фурст Г. Г.* Методика анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979, с. 62—63. — *Kurth E.* A modified method for clearing leaves. — Stain Technol., 1978, vol. 53, N 5, p. 291—293. — *Mouton J. A.* Une nouvelle methode d'isolement de la nervation des feuilles d'arbres. — Bul. Soc. Bot. France, 1972, vol. 119, N 9, p. 580—590. — Postek M. T. Clearing technique for botanical preparations. — Stain Technol., 1978, vol. 53, N 2, p. 178—179. — *Ramhy M., Nayyar V. L.* A leaf clearing technique with a wide range of application. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1978, B, vol. 87, N 5, p. 125—127. — *Rao V. S., Shenoy K. N., Inamdar J. A.* Clearing and staining technique for leaf architectural studies. — Microsc. Acta, 1980, vol. 83, N 4, p. 307—310.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1986.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 580 : 502.7 (584.1)

Р. В. Камелин, Д. Курбанов

О НЕКОТОРЫХ ИСЧЕЗАЮЩИХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ ЗАПАДНЫХ НИЗКОГОРИЙ ТУРКМЕНИИ

R. V. KAMELIN, D. KURBANOV. ON SOME ENDANGERED AND RARE PLANTS OF THE WEST LOW MOUNTAINS OF TURKMENISTAN

Представлены материалы по 28 редким видам растений западных низкогорий Туркмении; приводятся сведения по экологии, биологии, распространении и степени редкости. Предлагаются также формы охраны этих видов.

В более ранней работе (Камелин, Курбанов, 1985) мы охарактеризовали важнейшие исчезающие и редкие растения северо-западного Копетдага, отметив, что в составе флоры этого региона значительную долю составляют эндемики как Копетдаг-Хорасана, так и западных низкогорий Туркмении (Большой Балхан, Малые Балханы, хребты северо-западного Копетдага). В настоящее время нами накоплен значительный материал по характеристике флоры всех западных низкогорий Туркмении. Большой Балхан и ранее был изучен достаточно хорошо (Бобров, 1931; Проскурякова, 1964, 1965, 1966, 1967), а в нашем распоряжении был также последний список растений этого хребта, составленный А. А. Мещеряковым и Дж. Курбановым и включающий 544 вида. Более полный список растений имеется и по Малым Балханам, ранее изученным Р. П. Тарасовым (1951, 1954). Дополнительные материалы были получены нами и для характеристики небольших хребтиков Боядаг, Сыртяйла, Кумдаг, а также для обращенной к морю чинковой окраины Красноводского плато. Значительно более полным материалом мы можем охарактеризовать и флору последнего к юго-западу пограничного хр. Сонгудаг.

Все эти материалы позволили нам значительно изменить схему районирования горных и низкогорных участков западной Туркмении, которые мы теперь рассматриваем в ранге особого округа Копетдаг-Хорасана.

Естественно, что на всей территории этого округа встречается и ряд редких видов растений, не охарактеризованных в нашей предыдущей работе. Ниже дается их характеристика, причем по тем же группам (категориям редкости), которые мы использовали в предыдущей работе.

А. Виды, находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения из состава флоры СССР (или всего мира), дальнейшее существование которых невозможно без специальной охраны.

Calligonum triste Litv. Под этим условным названием мы, вслед за монографом рода Ю. Д. Сосковым (1974), приводим здесь замечательный вид кандыма, в исследуемом нами районе встречающийся только на останцовом массиве Кумдаг. Типовые образцы *C. triste* были собраны в северном Приаралье, на возвышенности Терменбес, где популяция вида насчитывает несколько сотен экземпляров. *C. triste* включен в «Красную книгу СССР» (1984) и в «Красную книгу Казахской ССР» (1981). В исследуемом нами районе встречено несколько более десятка угнетенных экземпляров, растущих среди навеянных грядово-барханных песков, покрывающих бо́льшую часть массива Кумдаг. Экземпляры эти слабо плодоносят. Несмотря на то что плоды кумдагского джузгуна похожи на плоды типичного *C. triste*, отождествление этих двух рас пока проблематично,

и прежде всего потому, что тип плода *C. triste* является явным упрощением обычного плода джузгунов секции *Medusa*, а степень жесткости упрощенных (укороченных и лишенных дополнительных разветвлений) щетинок плода у обеих рас различна. Однако в любом случае расу джузгуна, растущую на Кумдаге, следует сохранить. Это тем более необходимо, что в районе Кумдага ведутся разработки минерального сырья, возник крупный поселок городского типа. Возможно, что резкое сокращение популяции кумдагского джузгуна произошло в результате освоения этой территории. Для сохранения (и детального изучения) этой расы необходимо из семян кумдагского джузгуна создать опытную плантацию в ближайшем районе со сходными условиями среды — в районе Малых Балханов (урочища Ахчакуйма или Перевал).

Alcea karakalensis Freyn. — Узколокальный эндемик хр. Сонгудаг. Известен только по типовым образцам. При специальных поисках в последние годы не обнаружен. Точных сведений по биологии и экологии вида нет. Включен в список видов, подлежащих включению в «Красную книгу Туркменской ССР».

Б. Виды, потенциально уязвимые вследствие очень узкого распространения и особой стенотопности в пределах ареалов, целиком ограниченных западной Туркменией.

Allium eugenii Vved. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Распространен довольно широко в поясе арчевников. Вид включен в «Красную книгу СССР» (1984), где достаточно хорошо описан Г. М. Проскуряковой. Продолжаются и опыты введения этого вида в культуру.

Salsola iljinii Botsch. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен только с северных склонов хр. Еурешдаг, где растет в урочище Зау в районе родника Байрамали. Природные популяции вида находятся в хорошем состоянии, но площадь их невелика. *S. iljinii* принадлежит к секции *Belanthera* Iljin, где входит в группу родства полукустарничковых видов, объединяющих *S. boissieri* Botsch. (от Восточной Анатолии и окраины Сирийских пустынь до Ирака и Западного Ирана), *S. podlechii* Botsch. (Южный Афганистан, провинция Пактия), *S. titovii* Botsch. (Западный Тянь-Шань—Западный Памиро-Алай). По В. П. Бочанцеву (1980), исходный тип секции, возможно, возник во вторичном центре формирования рода *Salsola* в районах вокруг Красного моря. Ряд *Kochioides*, куда входят вышеперечисленные виды, свидетельствует о довольно древнем расселении видов секции к северу. При этом следует обратить внимание на то, что распространение видов рода ныне отмечено резкими дизъюнкциями, а восточные виды этого родства обитают в верхней полосе среднегорий, наиболее благоприятной по количеству осадков. По сравнению с остальными видами *S. iljinii*, обитающая на столь узком участке в центре ареала всего ряда, характеризуется, пожалуй, и наиболее жесткими условиями среды обитания. По-видимому, распространение этого ряда следует связать с более ранними влажными фазами плиоцен-нижнечетвертичного горообразования, а обособление *S. iljinii* считать результатом последующей ксерофилизации климата и изменения структуры высотной поясности в районе Копетдага. Этот вид — по всем признакам хорошее кормовое растение.

Salsola transhyrcanica Iljin. — Узколокальный западно-туркменский эндемичный вид. Приурочен к прикаспийской полосе чинковых обрывов и низкогорий Красноводского плато (Красноводск, п-ов Дарджа, п-ов Челекен). Повсеместно играет роль ценозообразователя полынно-солянковых фриганоидов, наиболее типичных для чинков и низкогорий. Вероятно, ранее (в плейстоцене?) формация этой солянки была широко распространена на равнинах Западной Туркмении, где ныне не сохранилась. Вид намечен к включению в «Красную книгу Туркменской ССР».

Corydalis kamelinii Kurbanov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Пока известен лишь из окрестностей г. Кизыларвата, но, по-видимому, распространен и восточнее. В классическом местонахождении растет на каменисто-осыпных склонах, в нижней полосе арчевников. Ценное декоративное растение. Заслуживает введения в культуру. Необходимо срочное изучение ареала вида.

Oxytropis bobrovii B. Fedtsch. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Распространен в верхней полосе шибляка и в арчевниках урочищ Баш-

могур, Дюйнег, Кошакуджук. Вид, обособленный в системе рода. Намечен к включению в «Красную книгу Туркменской ССР».

Euphorbia oidorhiza Pojark. — Узколокальный эндемик хр. Малые Балханы. Известен из урочища Ахчакуйма, где растет на щебнистых склонах низкогорий в полынно-солянковых сообществах с кустарниковым парнолистником *Zygophyllum atriplicoides*. Своеобразный эфемероидный вид с клубнем. Был отмечен в списке редких и исчезающих видов («Редкие и исчезающие. . .», 1981), предполагается включение и в «Красную книгу Туркменской ССР».

Dorema balchanorum Pimen. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Встречается в урочище Меулям, на каменистых склонах в среднем и верхнем поясах арчевников. Страдает от перевыпаса, особенно в пору плодоношения вида, однако еще достаточно обилен.

Elaeosticta korovinii (Bobr.) Kljuykov, M. Pimen. et Tichomirov. — Узколокальный эндемик хребта Большой Балхан. Известен из урочищ Меулям, Гечису, Кулиджа (Куледере) в верхней полосе шибляка и в нижней части арчевников, где достаточно обилен.

Acantholimon korovinii Czerniak. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Известен из урочищ Башмогур, Дюйнег, Сеутли, Секидаг, где встречается в верхней полосе шибляка и арчевниках. Принадлежит к сложному иранскому циклу видов родства *A. bromifolium* Boiss.

Lagochilus balchanicus Czerniak. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Известен из урочищ Дюйнег, Кулиджа, Сакка, где растет на сухих каменистых и щебнистых склонах. Довольно многочислен. Принадлежит к родству иранских видов *L. aucheri* Boiss., *L. hispidus* (Belang.) Fisch. et Mey. и др. Предполагается включение в «Красную книгу Туркменской ССР».

Phlomoides subspicata (M. Pop.) Adyl., Kam. et Machmedov. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Известен из нижнего пояса гор в урочищах Узунакар, Сакка, Камышлы, где растет на каменистых склонах в полосе шибляка. Вид предполагается включить в «Красную книгу Туркменской ССР».

Scrophularia kurbanovii Botsch. — узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен только из урочища Дуечи, где растет в трещинах скал и на каменистых склонах в полосе шибляка. Вид родства закавказского *S. variegata* Bieb.

Echinops spiniger Iljin. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Встречается в урочищах Джебел, Дешиклидаш, Сеутли, Гечису, где растет спорадически в группировках арчевников. Вид предполагается включить в «Красную книгу Туркменской ССР».

Cousinia leptocephala Fisch. et Mey. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Встречается в урочищах Кулиджа, Дюнег, Сычмаз на каменистых склонах, иногда обильно, но чаще — небольшими зарослями.

Jurinea spissa Iljin. — Узколокальный эндемик хр. Большой Балхан. Встречается в урочищах Башмогур, Дюнешкала, Дюнег, Атиол, Гечису, в основном поясе арчевников. Местами весьма обычное растение.

В. Виды потенциально уязвимые из-за ограниченного распространения в пределах СССР.

Lasiopogon muscoides (Desf.) DC. — Представитель монотипного древнесредиземноморского рода, находящийся в пределах исследуемого нами района на северо-восточном рубеже распространения. Растет на щебнистых и каменистых склонах Красноводского плато в черте г. Красноводска и его ближайших окрестностях. Численность вида в северной части Красноводска невелика, к тому же район этот интенсивно застраивается. Однако растение это настолько мелкое и малозаметное, что не исключена возможность, что его просто пропускают ботаники в других участках чинков Красноводского залива. Необходимы изучение биологии и экологии этого вида, поиски его в других местообитаниях и, возможно, размножение на чинках в полосе, прилегающей к Красноводскому заповеднику.

Phagnalon androssovii B. Fedtsch. — Редкий копетдаг-хорасанский вид. Был описан с Большого Балхана, затем приводился И. А. Линчевским (1935) для Каракалинского р-на. В последнее время был собран в Бадхызе (ущелье Инджирличешме) и на обрывах Красноводского плато. Таким образом, ареал

Ph. androssovii, по-видимому, обширен, но на всем протяжении его вид встречается очень редко, по специфическим скальным местообитаниям. Входит в список видов «Красной книги Туркменской ССР».

Cephalorrhynchus kossinskyi (Krasch.) Kirp. — Редкий копетдаг-хорасанский вид. В нашем районе находится на северо-западном пределе ареала и известен лишь из урочища Дуечи. Здесь он растет в небольшом количестве (не более нескольких десятков экземпляров) в разреженном шибляке.

Г. Виды с сокращающейся численностью в пределах всего достаточно обширного ареала.

Iris helena (C. Koch) C. Koch. — Южнозакавказско-североиранско-копетдаг-хорасанский вид. В Копетдаге — на северо-восточных пределах ареала. В исследуемом нами районе он известен только из урочищ Шарлаук и Джелила, где обитает в ксерофильных вариантах шибляка. Здесь он еще более редок, чем в соседнем юго-западном Копетдаге. Исключительно ценное декоративное растение. Включен в «Красную книгу СССР».

Peltariopsis planisiliqua (Boiss.) N. Busch. — Атропатено-северокопетдагский вид. В исследуемом нами районе — на северо-восточном пределе ареала. Единственное местонахождение вида в Туркмении и Средней Азии — урочище Терсакан, где вид растет в полынно-солянковых группировках на пестроцветных породах. Вид должен быть включен в «Красную книгу Туркменской ССР».

Ferula turkomanica (Schischk.) Pimen. (*Peucedanum turkomanicum* Schischk.) — Копетдагский вид, известный из нескольких районов Центрального Копетдага (урочища Бабазоу, Сулюкли, Догридара, Каранки, Хейрабад) и Большого Балхана (урочища Арлан, Аякмогур, Башмогур). Повсюду встречается только в трещинах известняковых скал. Включен в «Красную книгу СССР». Часть ареала охраняется в Копетдагском государственном заповеднике.

Д. Виды с обширным ареалом, редкие в исследуемом нами районе и находящиеся здесь на пределах ареалов.

Asparagus turkestanicus M. Pop. — Западнотуранский вид с дизъюнктивным ареалом. В северо-западном Копетдаге находится на южном пределе распространения. Здесь он встречается лишь на останцовой возвышенности Кизилджабаир в числе нескольких экземпляров (не более десяти). Этот замечательный реликтовый вид, представитель особой группы бескладодиевых видов рода, имеет значительный научный интерес. Ареал его изучен Б. Шербаевым (1972).

Zygophyllum macrophyllum Regel et Schmalh. (*Miltianthus portulacoides* (Cham.) Bunge). — Южнотуранско-горносреднеазиатский вид с резко дизъюнктивным ареалом. Юго-западная его граница проходит в хр. Малые Балханы. Здесь этот вид встречается в урочищах Чалсу и Ахчакуйма на пестроцветных глинах. Был указан ошибочно и для ряда пунктов северо-западного Копетдага (Кюрендага). Представляет значительный научный интерес, так как является представителем монотипной секции рода, резко отличающимся от других видов отсутствием лепестков и своеобразными запасающими клубневидными корнями. Ряд ботаников считали этот вид и представителем особого монотипного рода.

Euphorbia sclerocyathium Korov. et M. Pop. — Западно-туранский дизъюнктивный вид, главным образом встречающийся на Устюрте. В исследуемом нами районе — на южной границе ареала. Здесь он встречается на засоленных глинистых бедлендах близ ж.-д. ст. Каратенгир. Растет он небольшими зарослями (до нескольких сотен особей) на площади не более 2—3 га. Вид имеет серьезный научный интерес, так как является представителем очень обособленной в системе рода монотипной секции — Я. И. Проханов (1933) некоторое время считал ее даже особым родом. Ядовитое растение, заслуживающее изучения и как источник биологически активных соединений.

Salvia ariana Hedge — Копетдаг-хорасано-южно-горносреднеазиатский вид. В северо-западном Копетдаге — на западных пределах ареала. Здесь вид известен только из урочища Тргой. Сильно страдает от выпаса, слабо возобновляется. Ценное эфиромасличное растение. Весьма декоративное.

Cousinia astracanica (Spreng.) Tamamsch. — Турано-западнокопетдагский дизъюнктивный вид. В исследуемом нами районе — на южном пределе ареала. Здесь он известен только из урочища Кизиларват, где растет на контакте шибляка и арчевников.

Охарактеризованные выше 28 видов флоры западных низкогорий Туркмении представляют собой существенное дополнение к опубликованному нами списку редких и исчезающих видов северо-западного Копетдага. Значительная часть их эндемична для хребтов Большой Балхан (10 видов), Малые Балханы (1 вид), передового хребта северо-западного Копетдага (3 вида) и Красноводского плато (1 вид). Остальные виды представляют собой наиболее редкие элементы различного происхождения — туранские (4 вида), древнесредиземноморские, переднеазиатские и копетдаг-хорасанские.

Два вида категории А заслуживают государственной охраны (и внесения их в «Красную книгу СССР»), хотя оба вида явно недостаточно изучены. Они соответствуют 2-й или даже 1-й категории редкости по шкале МСОП. Виды категории Б соответствуют 3-й категории шкалы МСОП, но хотя среди них есть виды, включенные в «Красную книгу СССР» или намеченные к включению в «Красную книгу Туркменской ССР, следует сказать, что по большей части это виды, которые пока реально не подвергаются опасности резкого сокращения ареала или численности, или виды, изученные еще недостаточно. Среди них особо следует выделить лишь *Salsola iljinii* Botsch. как потенциально ценное кормовое растение, которое следует защитить от перевыпаса. В целом же все эти виды следовало бы испытать в культуре. Виды категорий В и Г, как мы уже отмечали ранее, соответствуют 4-й категории шкалы МСОП и должны охраняться в региональной системе охраны. Все они должны быть включены в «Красную книгу Туркменской ССР».

Из 5 видов категории Д, которые должны охраняться с учетом местных условий, 3 вида — принадлежат к дизъюнктивным туранским реликтовым видам, которые имеют значительный научный интерес. По-видимому, в исследуемом нами районе, как наиболее доступном в транспортном отношении, эти виды — *Asparagus turkestanicus*, *Zygophyllum macrophyllum*, *Euphorbia sclerocyathium* — должны быть всесторонне изучены в природе и здесь же может быть собран семенной материал для их культуры в ботанических садах Средней Азии.

Но особо следует сказать о том, что лучшей формой охраны многих из вышеперечисленных видов была бы система заповедных территорий и заказников, охватывающая наиболее богатые участки низкогорий западной Туркмении. Относительно создания низкогорного филиала Сюнт-Хасардагского заповедника мы ставили вопрос и в предыдущей статье. Как и тогда, мы считаем наиболее целесообразным, чтобы этот участок охватил массив Тргоя, но ныне мы хотели бы обратить внимание и на более южную часть низкогорных массивов, примыкающую к правобережью Сумбара ниже пос. Каракала, где этот участок низкогорий можно было бы охранять в едином массиве с также подлежащим охране участком туранговых тугаев средней части долины Сумбара от совхоза «Комсомол» до местечка Терсакан (в настоящее время здесь планируется ландшафтный заказник). Настоятельно необходимо и подключение к территории Красноводского заповедника, ныне ограниченной лишь узкой полосой прибрежья, 1—2 участков чинка Красноводского плато, а также выделение здесь и комплексного природного заказника, который мог бы включить и район до ж.-д. ст. Каратенгир. Очень важно было бы объявить режимным природным заказником (возможно, с сохранением регулируемого выпаса) часть хр. Большой Балхан, прежде всего те урочища, что обращены к г. Небитдаг и пос. Джебел. Ботанический заказник должен быть организован и на хр. Малые Балханы, причем он должен охватить как участок пестроцветов (Чалсу), так и участки скал с фрагментами арчевников и шибляка (главный хребет и урочище Ахчакуйма).

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. Растительность гор Большие Балханы. — Тр. Бот. сада АН СССР, 1931, т. 44, с. 3—91. — *Бочанцев В. П.* Виды секции *Belanthera* Iljin рода *Salsola* L. — Нов. сист. высш. раст., 1980, т. 17, с. 112—135. — *Камелин Р. В.*, *Курбанов Дж.* Исчезающие и редкие растения северо-западного Копетдага (Кюрендага). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 3, с. 409—418. — *Красная* книга Казахской ССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Алма-Ата: Наука, КазССР, ч. 2, 1981. 265 с. — *Красная* книга

СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, т. 2, 1984. 478 с. — *Линчевский И. А.* Растительность Западного Копетдага. — В кн.: Растительные ресурсы Туркменской ССР, т. 1. Л.: Изд-во ВАСХНИЛ им. Ленина, Лен. фил., 1935, с. 15—78. — *Проскурякова Г. М.* Конспект флоры Большого Балхана. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1964, № 3, с. 107—118. — *Проскурякова Г. М.* Конспект флоры Большого Балхана. II. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1965, № 3, с. 97—107. — *Проскурякова Г. М.* Конспект флоры Большого Балхана. III. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1966, № 2, с. 134—143. — *Проскурякова Г. М.* Конспект флоры Большого Балхана. IV. — Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 1967, № 3, с. 70—79. — *Проханов Я. И.* Систематический обзор молочаев Средней Азии. М.; Л.: Госхимтехиздат, 1933. 241 с. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 263 с. — *Сосков Ю. Д.* О секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. рода *Calligonum* L.— Нов. сист. высш. раст., 1974, т. 11, с. 94—109.— *Тарасов Р. П.* Новый вид молочая из Туркменистана. — Изв. АН ТССР, 1951, № 2, с. 83. — *Тарасов Р. П.* Растительность Малых Балхан. — Тр. Ин-та биологии АН ТССР, 1954, т. 2, с. 5—44. — *Шербаев Б.* Ареал *Asparagus turkestanicus* M. Pop. — Бот. журн., 1972, т. 54, № 7, с. 817—820.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 21 I 1986.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.55 (251) (437.6)

Vegetačné pomery južnej časti Východoslovenskej nižiny. Zost. A. Špániková. — Bratislava: Acta botanica Slovaca, ser. A — Taxonomica, geobotanica, 8. Veda. 1985, 189 с. (**Вегетационные условия южной части Восточно-словацкой низменности.** Сост. А. Шпаникова. Труды Академии наук Словакии, сер. А (таксономия, геоботаника), вып. 8. — Братислава: Изд-во Словацкой АН, 1985)

T. L. ANDRIYENKO. (*A REVIEW*). VEGETATIVE CONDITIONS OF THE SOUTHERN PART OF THE EAST-SLOVAK LOWLAND. 1985

Рецензируемая книга содержит характеристику современной и потенциальной (восстановленной) растительности южной части Восточно-словацкой низменности. Основные ее авторы — известные экологи и геоботаники A. Špániková (взявшая на себя труд составителя), H. Otahelová, Š. Husák, L. Mucina, J. Berta. Раздел о культурных лесных сообществах написал A. Ščepka, а о фитопатогенных микромицетах — C. Paulech.

Вступительные главы книги посвящены изложению цели работы (исследование растительности этой сильно измененной территории для сохранения ее экологического равновесия и рационального использования растительного покрова) и характеристике природных факторов (геоморфологии, климата, гидрологии, почвам). Авторы проводили исследования на низменности, являющейся северной оконечностью Великой Венгерской низменности и образованной реками системы Дуная — притоком Тисы р. Бодрогом с Латорицей и Ондавой и в незначительной степени — самой Тисой. Дан краткий (пожалуй, слишком конспективный) обзор работ по изучению растительности Восточно-словацкой низменности — от исследований П. Китайбеля в начале прошлого века до современных работ 80-х годов. В главе о методике авторы кратко отмечают, что ими широко использованы картографические методы, в частности методы реконструкции растительности по картам. Характеристика растительности приведена согласно принципам школы Цюрих—Монпеллье (Braun-Blanquet, 1964).

Большой интерес представляет глава книги, содержащая характеристику растительности южной части Восточно-словацкой низменности. Авторы описали потенциальную растительность, восстановленную ими на основании геолого-геоморфологических, климатических и почвенных условий, а также современную растительность. При характеристике последней дается классификационный обзор сообществ, анализируются водные, луговые и пастбищные, культурные лесные сообщества, отдельный раздел посвящен фитопатогенным микромицетам.

Составленная авторами карта потенциальной растительности свидетельствует о том, что, как и бóльшая часть пойменных территорий до их освоения, данная низменность была покрыта в основном пойменными лесами (синтаксоны Salicion albae, Salicion triandrae, Ulmenion, Alnion glutinosae), в меньшей части — внепойменными лесами на повышениях, в комплексе с прибрежно-водной и водной растительностью (сообщества союзов Phragmition, Nymphaeion, Magnocaricion и др.).

В настоящее время среди сохранившейся растительности преобладают водная и болотная, которые отличаются богатством и разнообразием из-за наличия густой речной сети и различных типов водных экотопов. Авторы выделили

и охарактеризовали 40 растительных сообществ из классов Lemnetea, Potametea, Littorelletea и др. При характеристике сообществ большое внимание уделено их распространению, экологическим условиям, а также современному состоянию и «степени угрожаемости». Очень ценным является то, что характеристика сообществ документирована таблицами, экологическими профилями, фотографиями. Для некоторых сообществ приведены данные о величине биомассы. Значительное внимание уделили авторы вопросам охраны водной и болотной растительности и флоры. Они определили виды, нуждающиеся в охране. Среди выделенных для охраны виды, имеющие реликтовый характер и охраняющиеся в ряде стран, в том числе и во многих регионах СССР (*Marsilea quadrifolia*, *Aldrovanda vesiculosa*), и виды, охрана которых имеет на этой территории региональный характер (*Ceratophyllum submersum*, *Menyanthes trifoliata*, *Beckmannia eruciformis*). Авторы ставят вопрос об охране редких сообществ, привлекающий сейчас пристальное внимание и ботаников нашей страны. Они предложили для охраны сообщества Trapetum natantis, Hydrochari—stratiotetum, Hottonietum palustris, а также сообщества класса Isoëto—Nanojuncetea.

Луговая растительность территории характеризуется пестротой вследствие разнообразия экологических условий — эдафических, гидрологических и других, а также способов ее использования. Как и для водной и болотной растительности, приводятся фитоценотические таблицы, экологические параметры. Представляют интерес участки ассоциации Caricetum paniculatae Wangerin 1916, описанные авторами. Такие сообщества, практически отсутствующие на равнине УССР, имеются в Украинских Карпатах и Предкарпатье. Авторы приводят кормовую ценность сообществ и возможности повышения ее, а также хозяйственное использование.

Закономерным является то, что авторы дали в книге характеристику культурных лесных насаждений. В настоящее время во многих регионах, в том числе и на смежной с ЧССР территории УССР, такие насаждения составляют постоянный компонент растительного покрова. Заметим, что у нас они мало изучены с фитоценотической точки зрения. Авторы проанализировали с экологической, фитоценотической, флористической и функциональной сторон 8 сообществ Robinia pseudacacia, встречающихся преимущественно на песчаных дюнах, а также культуры тополя и хвойных древесных пород. Наличие большого фактического материала, приведенного в таблицах, делает возможным сравнение результатов, полученных авторами, с данными по другим регионам. Перспективно проведение таких исследований в юго-западной части УССР, где имеется много культурных лесных насаждений, в том числе и робиниевых.

Не имея возможности оценить раздел о фитопатогенных микромицетах, отметим, что по своей направленности он мало связан с содержанием основной части книги, хотя безусловно представляет интерес для специалистов-микологов.

Оценивая работу в целом, необходимо отметить, что она детально освещает растительность пойменных и долинных ландшафтов, очень важную в экологическом и народнохозяйственном отношениях. В связи с возрастанием интереса к изучению этих территорий рецензируемая книга будет полезна отечественным геоботаникам.

Т. Л. Андриенко.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 10 II 1986.

М. П. Шилов, И. Р. Уразов. Охрана лугов (учебное пособие). — Иваново: Ивановский гос. ун-т. 1984. 93 с. Т. 1000. Ц. 25 коп.

B. M. MIRKIN, N. M. MUST. *M. P. SHILOV, I. R. URASOV.* MEADOW RESERVATION (A TEXT-BOOK). 1984

Проблемы охраны и использования природных ресурсов — это воистину «две стороны одной медали» и их никак нельзя противопоставить друг другу. На долю заповедников и других охраняемых территорий приходится малая толика растительности нашей страны. Основную же ее часть мы должны охранять в процессе использования, причем система использования одновременно должна быть и системой охраны. Эти положения ныне уже не несут в себе особой новизны, однако нечасто они излагаются столь последовательно, как это сделали авторы рецензируемого учебного пособия. Обычно вопросы охраны луговой растительности рассматриваются в качестве небольшого раздела в специальном курсе «Луговедение». Предлагаемый М. П. Шиловым и И. Р. Уразовым специальный курс охраны лугов весьма целесообразен для подготовки студентов-биологов в университетах, много ценного найдут в книге также студенты агрономических факультетов сельскохозяйственных институтов и биологических и географических факультетов педагогических институтов. Пособие состоит из четырех глав, Введения и Заключения.

Во Введении кратко излагаются задачи охраны лугов. Четко формулируется единство охраны и использования луговых сообществ: «Охрана лугов связана с поддержанием их высокой продуктивности, соответствующего культуртехнического состояния, ценного флористического состава и предполагает постоянное хозяйственное использование, иначе сенокосы и пастбища лесной зоны зарастают лесом и кустарником. Прекращение пастбищного и сенокосного использования кормовых угодий в степях приводит их к деградации, появлению кустарников, а в пустынях — развитию пустынных мхов и вытеснению ими осок» (с. 3—4).

Глава 1 «Состояние природных кормовых угодий» дает достаточно полную картину распределения кормовых угодий по континентам и тенденций их изменения (постоянное сокращение площади при увеличении плотности населения и росте поголовья скота). К сожалению, авторы не использовали уникальной сводки о состоянии естественных кормовых угодий мира, которая приведена в 13 томе «Handbook of vegetation science» (1977), хотя на это издание была опубликована подробная рецензия (Миркин, Назирова, 1978). В этой же главе рассмотрены аналогичные данные о естественных кормовых угодьях СССР и особо — кормовые ресурсы Нечерноземной полосы.

Значительный интерес представляет раздел «Из истории использования кормовых угодий». Характеризуя использование сенокосов и пастбищ в центральных районах России в XVIII—XIX вв., авторы пишут о том, что ручное сенокошение на низком срезе с растянутым периодом сеноуборки способствовало самообсеменению травостоев и поддерживало их высокую продуктивность, хотя усилившийся процесс сведения лесов ухудшал водный режим рек и климат, а также вызывал постепенное снижение урожаев. Оптимальным поддерживалось соотношение площади кормовых угодий и пашни (1 : 1), что позволяло полностью обеспечивать скот кормами, не прибегая к дорогостоящему полевому кормопроизводству.

Также в специальном разделе рассмотрены причины низкой урожайности кормовых угодий, к числу которых отнесены сокращение площадей заливных лугов, сокращение уборочных площадей сенокосов, изменение структуры кормовых угодий, нерациональное использование кормовых угодий, захламление кормовых угодий, недостаточно удовлетворительное культуртехническое состояние кормовых угодий, низкое качество мелиорации на отдельных участках кормовых угодий, пастбищная дигрессия кормовых угодий, пастбищная эрозия кормовых угодий, техническая дигрессия кормовых угодий, рекреационная дигрессия, сенокосная дигрессия, изначальная очень низкая урожайность

некоторых типов сенокосов и пастбищ, недостаточное и несбалансированное использование удобрений, загрязнение окружающей среды, снижение биологической активности, истощение почв, изменение состава флоры кормовых угодий, изменение состава энтомофауны, ухудшение общей экологической обстановки.

В целом авторы рассмотрели проблему снижения продуктивности естественных кормовых угодий всесторонне, однако в выстраивании всех перечисленных факторов в единую цепь они вступают в противоречие с логикой. Изменение состава флоры, снижение биологической активности почв и состава энтомофауны — это все же следствия указанных факторов нерационального использования, как и ухудшение общей экологической обстановки. Таким образом правильно было бы написать, что разного рода приемы нерационального использования кормовых угодий, через ухудшение общей экологической обстановки и обеднение флористического богатства, энтомофауны и т. д. приводят к снижению продуктивности и качества травостоев.

Глава 2 «Охрана природных кормовых угодий» содержит рекомендации для преодоления указанных пороков использования луговых ресурсов нашей страны. Эта глава менее удалась авторам, особенно раздел «Рациональное использование кормовых угодий и охрана». Сформулированные авторами 14 принципов рационального использования и охраны чрезмерно дробят задачу, неравноценны по содержанию, часто перекрывают друг друга и, наконец, нередко грешат замысловатостью на грани наукообразия.

Неверен «принцип растущей урожайности, продуктивности» — урожайность может увеличиваться лишь до определенного предела, причем часто целесообразен именно невысокий умеренный уровень «дешевой» урожайности, а не дорогостоящие урожаи при недоступных хозяйствам высоких дозах удобрений. Неудачно выражение «принцип оптимальности и интенсивности» (интенсивность определяется при экологически обоснованной системе оптимальностью — минимизацией затрат при максимализации урожая). Как теоретизирование воспринимаются «принцип комплексности», «принцип профилактики», «принцип прогноза», «принцип постепенных эволюционных преобразований» (!), «принцип коэволюции естественных кормовых угодий и сеяных сенокосов и культурных пастбищ» (!!).

Думается, что достаточно было всего одного принципа — оптимальности, который включает соотношение использования и охраны на экологической основе, а все прочие «принципы» — это его детализация, показ способов, какими может быть достигнут результат оптимизации.

Остальные разделы главы значительно удачнее, и следует согласиться и с предлагаемыми в разделе «Улучшение кормовых угодий и их охрана» критериями эффективности использования и охраны сенокосов и пастбищ и совершенно конкретными рекомендациями по охране сенокосов и пастбищ от различных форм деградации — поддержанию поемного режима заливных лугов, предупреждению пастбищной, технической (в результате неправильного использования техники при сеноуборке, удобрении и т. д.) и рекреационной дигрессии (связанной с отдыхом в природе). У авторов в руках находился богатейший материал, что позволило сделать изложение достаточно информативным. В заключение раздела авторы вновь возвращаются к общим вопросам и пишут об охране экофонда (разнообразие экотопов), генофонда. Введение новых терминов всегда нежелательно и потому, если понятие «экофонда» еще можно принять, то понятия аэрофонда, гидрофонда, орофонда, педофонда и биоценозофонда уже явно излишни и лишь засоряют терминологический словарь. Интересно написаны разделы об охране живописности луговых ландшафтов и охране кормовых угодий от загрязнений.

Большую ценность представляет раздел «Улучшение кормовых угодий и их охрана», где обосновываются преимущества поверхностного улучшения и вспашки безотвальными плугами и плоскорезами дернины при коренном улучшении. Это положение справедливо для Нечерноземья, но в условиях более южных районов положение меняется и там коренное улучшение эффективнее поверхностного, так как травы лесостепи не представляют особого хозяйственного интереса и прибавки урожая сена или пастбищного корма плохо окупают

удобрения, а подсеянные более мезофильные культурные травы не приживаются в травостое. Лишь полностью разрушив существующее сообщество и высеяв травосмесь из видов «повышенного КПД переработки ресурсов в урожай», можно достичь значительной прибавки сенособора.

У рецензентов нет замечаний к разделу «Формирование систем охраняемых участков природных кормовых угодий». Удачна приводимая типизация кормовых угодий для целей охраны. Авторы различают кормовые угодья, имеющие научное, особое хозяйственное и высокое рекреационное и познавательное значения. Приводится характеристика режимов охраны и возможных форм использования охраняемых участков разного типа.

Глава 3 «Оптимизация природных кормовых угодий» должна быть рассмотрена как удача авторов. Она включает два раздела: «Экологическая оптимизация агроландшафта и кормовых угодий» и «Оптимизация кормовых угодий в условиях эрозионного ландшафта». Четко дано определение оптимизации агроландшафта, под которой понимается «. . .комплекс мероприятий по приведению земель в такое состояние, которое наиболее полно раскрывает их природные потенции и всемерно отвечает производственным, бытовым, рекреационным, культурным и другим потребностям человека» (с. 73).

Авторы описывают основные требования к такому оптимизированному ландшафту, обеспечивающему высокий выход полезной продукции и длительное сохранение ресурсов. Говоря об оптимизации кормовых угодий, они рассматривают основные приемы, которыми достигается оптимизация, — организационно-хозяйственные, агротехнические, гидротехнические, луго-лесомелиоративные, специальные природоохранные.

Во втором разделе рассматриваются общие вопросы восстановления растительности в районах с развитием овражно-балочных систем и некоторый опыт, накопленный по восстановлению таких ландшафтов в Татарии.

В четвертой главе «Прогноз динамики природных кормовых угодий» рассматриваются вопросы создания культурных сенокосов и пастбищ, перспективы повышения сенособора с естественных сенокосов, возможности совершенствования системы использования пастбищ и т. д. Обсуждаются также возможности увеличения производства кормов на пашне (за счет выращивания новых высокобелковых культур).

В целом опубликованная книга является первой в своем роде и заслуживает положительной оценки.

ЛИТЕРАТУРА

Миркин Б. М., *Назирова З. М.* (*Рец.*) Руководство по изучению растительности Ч. 13. Применение науки о растительности к пастбищному хозяйству, 1977. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 12, с. 1806—1809. — *Handbook* of vegetation science. Pt 13. Application of vegetation science to grassland husbandry / Ed. W. Krause. The Hague: W. Junk publ., 1977. 535 p.

Б. М. Миркин, Н. М. Муст.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 7 V 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (234.83) Бот. журн., т. 72, № 3

Проблемы охраны природы в бассейне Белого моря / Ред. Л. Н. Филиппова. Мурманск: Кн. изд-во, 1984. 147 с. Т. 1000. Ц. 25 к.

V. G. SERGIENKO. (*A REVIEW*). THE PROBLEMS OF NATURE PRESERVATION IN THE WHITE SEA BASIN. 1984

Сборник представляет собой издание материалов юбилейной конференции, посвященной 50-летию со дня основания Кандалакшского государственного заповедника, расположенного на островах Баренцева и Белого морей в двух природных зонах — тайге и тундре. В сборнике нашли отражение вопросы

состояния и охраны зоологических и ботанических объектов на территории заповедника.

На островах Баренцева и Белого морей полвека назад был создан первый в СССР островной заповедник. Изучение островных эталонных природных комплексов крайне актуально, так как они находятся в районе интенсивного антропогенного воздействия. Вся научная работа в заповеднике строится по принципу мониторинга — многолетнего контроля за состоянием природных биогеоценозов, их составом, динамикой и взаимоотношением между отдельными компонентами среды.

В рецензируемом сборнике описаны результаты исследования природы в районе Кольского полуострова, освещены вопросы ее охраны с точки зрения рационального природопользования. Все статьи по своей тематике могут быть разделены на три группы. Первая объединяет работы по динамике численного состава животных Мурманской обл. и заповедника в частности (с. 3—63). Вторая группа статей отражает данные по структуре, формированию и продуктивности морских биоценозов в заповеднике (с. 91—136). Третья группа посвящена ботаническим исследованиям.

Остановимся на характеристике ботанических работ, которые начинаются статьей О. Н. Мироненко «Нуждающиеся в охране растения и фитоценозы Архангельской области» (с. 64—70). Эта статья стоит несколько в стороне от общей прибеломорской тематики, так как затрагивает вопросы охраны природы на территории, смежной с территорией Кандалакшского заповедника. В ней приводится перечень 8 видов, нуждающихся в общесоюзной и 12 — в региональной охране. Дополнительно рекомендовано взять под охрану еще 40 видов, которые являются редкими для Архангельской обл., а также находятся на окраинах своих ареалов. Отмечено, что область по числу охраняемых объектов занимает одно из последних мест среди областей Нечерноземья, поэтому, помимо 10 комплексных заказников, на которые уже заполнены охранные паспорта, автор предлагает оформить в качестве флористических заказников еще 4 территории (устье Северной Двины, район р. Сояны, верховья Мезенской Пижмы, бассейн р. Ваги).

Е. Г. Воробьева, А. Б. Георгиевский, Л. Н. Филиппова в статье «Редкие растения и фитоценозы на территории Кандалакшского заповедника» (с. 71—80) распределили 100 видов редких растений, рекомендованных к охране, на три категории редкости: виды, которые уже включены в региональные списки редких растений, подлежащих охране; виды, подлежащие частичной охране; виды, нуждающиеся в биологическом надзоре. Авторы приводят данные картирования местонахождений видов, занесенных в «Красную книгу СССР». Эти сведения крайне ценны для анализа динамики численности редких видов растений, встречающихся на тех или иных островах заповедника.

И. П. Бреслина в статье «О необходимости экологического надзора за состоянием островных и прибрежных ландшафтов Кандалакшского залива Белого моря» (с. 81—85) дает рекомендации по охране уникального природного комплекса, сложившегося в Кандалакшском заливе.

В статье К. А. Андреева «Редкие хвойные на островах Онежского залива, пути их адаптации и необходимость охраны» (с. 86—90) приводятся результаты изучения адаптации на Беломорских островах четырех интродуцированных хвойных пород — кедра сибирского, пихт сибирской и бальзамической, лиственницы Сукачева. Эти виды имеют большое значение для изучения биологии, селекции и интродукции их на Север. В связи с этим рекомендовано усиление режима охраны древесных растений на островах и запланирована организация комплексного природного заказника, куда войдут острова Соловецкого архипелага и другие острова Онежского залива.

Последующие статьи характеризуют морские биоценозы Кандалакшского заповедника. Заключает сборник статья В. В. Крючкова и И. И. Кондратовича «Организация системы особо охраняемых природных территорий Кольского Севера» (с. 137—145). Авторы перечисляют формы природоохранных мероприятий, в разряд которых входят создание государственных заповедников, памятников природы, природных национальных парков, геолого-геофизических полигонов, ботанических садов, дендрологических парков, притундровых защитных

лесов, защитных лесных полос по берегам рек и озер, защитных полос вдоль шоссейных и железных дорог, зеленых зон вокруг населенных пунктов. Осуществление мероприятий по созданию природных резерватов, где нет антропогенного влияния или где оно ограничено, позволит поддержать и сохранить экологическое равновесие интересного региона Субарктики, каким является Кольский полуостров.

Сборник внесет известный вклад в дело охраны природы Севера. Он адресован ученым-биологам и представляет несомненный интерес для специалистов, занимающихся охраной природы, а также для широкого круга читателей.

В. Г. Сергиенко.

Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства.

Получено 29 XII 1985.

ХРОНИКА

УДК 002.704.3 (063) : (581.5+581.8)

I ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

YU. V. GAMALEY. THE FIRST ALL-UNION CONFERENCE ON THE ECOLOGICAL PLANT ANATOMY

27—29 августа 1986 г. в г. Ташкенте проходило совещание анатомов страны, работающих над проблемами экологической изменчивости структуры растений. Совещание было организовано Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» АН СССР, Институтом ботаники АН УзССР, Узбекским отделением ВБО. В работе совещания приняли участие 115 специалистов из ботанических учреждений Москвы, Ленинграда, Урала, Сибири, всех союзных республик. Были сделаны 18 устных докладов и 43 стендовых сообщений.

Во вступительном слове председатель оргкомитета **Д. К. Саидов** дал оценку вклада научных школ советских анатомов, особенно школы В. К. Василевской, в становление и развитие отечественных исследований в этой области, отметил основные задачи экологической анатомии, предпосылки и перспективы ее развития, практическое значение для народного хозяйства.

Бо́льшая часть доложенных работ (38) относилась к сравнительной анатомии растений разных экологических зон. Сравнение велось на уровне флор, крупных и мелких таксонов, экотипов одного вида из разных частей ареала. 10 докладов из этой группы были посвящены внутриродовой и 8 — внутривидовой экологической изменчивости, 4 — изменчивости интродуцентов при акклиматизации в новых для вида условиях. Все эти работы относятся к направлению экологической анатомии, именуемому филогенетическим, или эволюционным, поскольку в них решается задача выяснения взаимоотношений растений и среды в ходе филогенетического развития и накапливается материал для эволюционных обобщений. Это направление, как показал анализ работ, неотделимо от классической сравнительной (систематической) анатомии и отличается лишь более углубленным анализом экологических аспектов таксономических различий.

Вторая группа докладов (15) была посвящена онтогенетической изменчивости анатомических признаков под влиянием экологических перемен. Это направление (онтогенетическое) дает информацию о пластичности структуры растений в ходе индивидуального развития и об адаптивном значении таких перестроек. В докладах рассматривались структурные реакции на комплекс экологических факторов или на один из ведущих факторов (свет, вода, температура, минеральное питание, газообмен). Несколько докладов из этой группы было посвящено адаптации растений в экстремальных условиях. В ходе их обсуждения была установлена неспецифичность многих структурных перестроек в условиях угнетенности роста и развития (сходство ксеро- и пейноморфизма). Всего 2 доклада содержали результаты исследования влияния антропогенных факторов (ретардантов и промышленных выбросов) на индивидуальное развитие растений.

К сожалению, в программе совещания не оказалось работ по экспериментальной экологической анатомии, нацеленных на выяснение влияния климатических и антропогенных факторов на структуру растений в контролируемых условиях (камерах, фитотронах). Это направление, имеющее большие перспективы и обещающее стать ведущим в экологической анатомии, особенно в исследованиях, преследующих практические цели, пока сдерживается недостатком технического оборудования и методического опыта. На совещании была отмечена необходимость скорейшего преодоления этих трудностей и развития экспериментальных исследований широким фронтом.

Много внимания было уделено методическим и методологическим проблемам. В программе не было запланировано специальных докладов по этим вопросам, но именно они стали

предметом оживленных дискуссий в ходе большинства заседаний. Большой прогресс в развитии математических методов позволил многим исследователям перейти на математический язык описания экологической изменчивости структур. Тем не менее все выступавшие отмечали необходимость еще более широкого внедрения количественных методов в сравнительные исследования. Положительно оценены методические разработки группы анатомов Ленинградского государственного университета в этом направлении. Принципиально важным для современного этапа экологической анатомии признан многоуровневый анализ структуры растений с привлечением данных морфологии, анатомии, цитологии для вскрытия более глубокого смысла адаптивных изменений структуры. Примеры эффективности совместного применения методов световой и электронной микроскопии, биохимии были продемонстрированы в ряде докладов, представленных Ботаническим институтом АН СССР и Институтом физиологии растений АН УССР. Отмечено, что большинство эколого-анатомических исследований по методическим причинам выполняется на надземных вегетативных органах; по-видимому, было бы полезно перейти к более полному описанию адаптивных изменений структуры растений.

В ходе совещания были обсуждены и терминологические вопросы: уточнено значение многих терминов, получивших широкое распространение в экологии и экологической анатомии в последние годы (адаптация, адаптивные реакции и нормы, адаптивные типы), более детально расшифрованы понятия ксероморфности и пейноморфности.

В своей резолюции Совещание выделило приоритетные направления отечественной экологической анатомии растений, ближайшие и перспективные задачи исследований в этой области. Обращено внимание на необходимость согласованного развития фундаментальных и прикладных аспектов экологической анатомии, усиления координации по тематическим и методическим вопросам, более широкого привлечения анатомов к решению общих проблем экологии, введения спецкурса «Экологическая анатомия растений» в биологических вузах и создания соответствующего учебника. Отмечена важность расширения экспериментальных исследований и исследований влияния антропогенных факторов, особенно на материале представителей легко ранимых экосистем. Определено место экологической анатомии растений в общесоюзной комплексной программе экологических исследований, предусматривающей мониторинг всех компонентов биосферы.

Все участники Совещания были единодушны в оценке своевременности инициативы Научного совета и с признательностью отметили большую работу Института ботаники АН УзССР в ее реализации. Принято решение о регулярном проведении подобных совещаний с периодичностью в 2 года. Запланирована публикация материалов Совещания в виде сборника статей по наиболее актуальным направлениям и проблемам экологической анатомии.

Ю. В. Гамалей.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 X 1986.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (063) : 582.26

О РАБОТЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКОЙ СЕКЦИИ ВБО за 1983—1985 гг.

I. V. MAKAROVA. ON THE WORK OF ALGOLOGIC SECTION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY IN 1983—1985

Альгологическая секция при Всесоюзном ботаническом обществе была создана в 1954 г. по инициативе А. И. Прошкиной-Лавренко; ее бессменным председателем до 1974 г. был М. М. Голлербах, с февраля 1974 г. председатель секции — И. В. Макарова.

Основными направлениями в деятельности секции были объединение альгологов СССР, взаимная информация о проводимых исследованиях, обсуждение актуальных проблем современной теоретической и прикладной альгологии, помощь в работе специалистам из других городов.

Настоящий отчет посвящен работе альгологической секции за период с января 1983 по декабрь 1985 г. В эти годы, как и прежде, работа секции заключалась в обсуждении различных вопросов современной альгологии, в оказании научной помощи приезжим специалистам, в подготовке конференций, семинаров и Школ, их организации и в содействии членам секции в публикации их научных работ в «Ботаническом журнале».

За отчетный период проведены 20 заседаний, на которых заслушаны и обсуждены 27 научных докладов и сообщений по различным аспектам альгологии. Заседания привлекали значительное число альгологов из многочисленных научных и производственных учреждений Ленинграда и других городов страны. За эти годы 17 докладов сделаны учеными из Ленинграда, 2 — из Алма-Аты, 2 — из Уфы и по одному из Новосибирска, Уральска, Волгограда, Харькова, Кишинева и зарубежным ученым из Осло. Заседания проводятся с ноября по май, обычно по одному заседанию в месяц, в марте и декабре 1985 г. прошли по 2 заседания.

Большинство докладов и сообщений строилось на результатах оригинальных исследований и посвящалось традиционным вопросам систематики, морфологии и флористики современных и ископаемых водорослей. Кроме того, затрагивались вопросы о влиянии различных факторов среды на состав и количественное развитие водорослей, что является чрезвычайно важным для своевременного обнаружения и учета изменений, происходящих в водоемах различного типа, находящихся под влиянием антропогенного фактора. Заслушан доклад о работе участника экспедиции на Сейшельские острова с показом диапозитивов. Одно специальное заседание было посвящено памяти Л. К. Красавиной, которая в течение многих лет, с момента основания альгологической секции, была ее ученым секретарем, и одно заседание проведено совместно с секцией микологии, посвященное 100-летию со дня рождения В. П. Савича.

Три заседания организованы совместно с диатомологическим семинаром кафедры ботаники ЛГУ и одно — с секцией физиологии и биохимии растений.

Наибольший интерес и обсуждения вызвали доклады «Биология вируса *Chlorococcum minutum*» (А. А. Веприцкий), «Видовые признаки в современной систематике хлорококковых водорослей» (В. М. Андреева), серия докладов о морфологии диатомовых водорослей в свете новых электронно-микроскопических данных (И. В. Макарова, В. А. Николаев, G. Hasle), «Роль диатомовых водорослей в процессе антропогенного эвтрофирования Больших озер» (Н. А. Петрова), «Хлорококковые и хлорелловые водоросли водоемов Дунайско-Днестровского междуречья» (П. А. Обух) и некоторые другие.

Основное число докладов было сделано сотрудниками и аспирантами ленинградских учреждений (БИН АН СССР, Институт озероведения АН СССР, Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ, ГОСНИОРХ). Посещаемость секции была обычно не менее 12—15 человек (общее число членов по Ленинграду — более 30 человек). Наиболее активно

участвуют в работе секции сотрудники БИНа АН СССР, кафедры ботаники ЛГУ, ВСЕГЕИ, Института озероведения АН СССР.

Особо следует отметить работу секции в проведении II Всесоюзной школы диатомологов совместно с Белорусским отделением ВБО и Институтом геохимии и геофизики АН БССР в августе 1985 г. в Минске на тему «Морфология и таксономия диатомовых водорослей и их роль в биостратиграфии». В работе II Школы приняли участие 70 диатомологов из 40 учреждений и 22 городов СССР. Заслушаны 13 заказных докладов и 35 стендовых. В результате обсуждения докладов были подведены итоги о проделанной работе и приняты рекомендации, направленные на улучшение проводимых исследований, повышение их актуальности, на ускорение внедрения результатов диатомового анализа в практику геологосъемочных и поисковых работ и других народнохозяйственных нужд.

Кроме того, в период между I и II Школами (1982—1985) были организованы два рабочих семинара: один совместно с диатомовой подкомиссией Научного Совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» и с четвертичной комиссией СИб РМСК в мае 1983 г. в Новосибирске на тему «Пресноводные и морские четвертичные диатомовые водоросли», и второй — совместно с Институтом биологии внутренних вод АН СССР в апреле 1984 г. в Борке «Применение методов электронной микроскопии при изучении морфологии панциря диатомовых водорослей». Информация о проведении этих семинаров дана на страницах «Ботанического журнала» (№ 9, 1984; № 5, 1985).

За отчетный период секция понесла утрату, скончалась А. Д. Зинова, старейший член секции. Вновь принято в секцию за это время 2 человека.

Работы членов секции публикуются в «Ботаническом журнале»: в 1983 и 1984 гг. — по 14 статей, в 1985 — 12; члены секции участвовали в конференциях по споровым растениям Закавказья (Тбилиси, 1983 г.), Средней Азии и Казахстана (Алма-Ата, 1984 г.).

Основным видом деятельности альгологической секции оставались научная и организационная работа, повышающая уровень проводимых исследований, популяризация альгологических работ и оказание помощи учебным заведениям. Работа секции способствует поддержанию и усилению контактов альгологов всей страны, непосредственному решению и живому обсуждению ряда вопросов ленинградскими и иногородними специалистами и подготовке альгологических кадров. Все это диктует необходимость дальнейшего совершенствования организационных форм и средств общения и более активной работы по привлечению новых членов в ВБО.

В связи с предстоящим VIII делегатским съездом ВБО в 1988 г. (г. Алма-Ата) альгологическая секция примет активное участие в его подготовке и проведении.

И. В. Макарова.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 VI 1986.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Э. Г. Рабинович* и *С. И. Семиглазова*

Сдано в набор 9.12.86. Подписано к печати 20.02.87. М-17065. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.6.
Усл. кр.-отт. 13.04. Уч.-изд. л. 14.55. Тираж 2556. Тип. зак. 1073.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

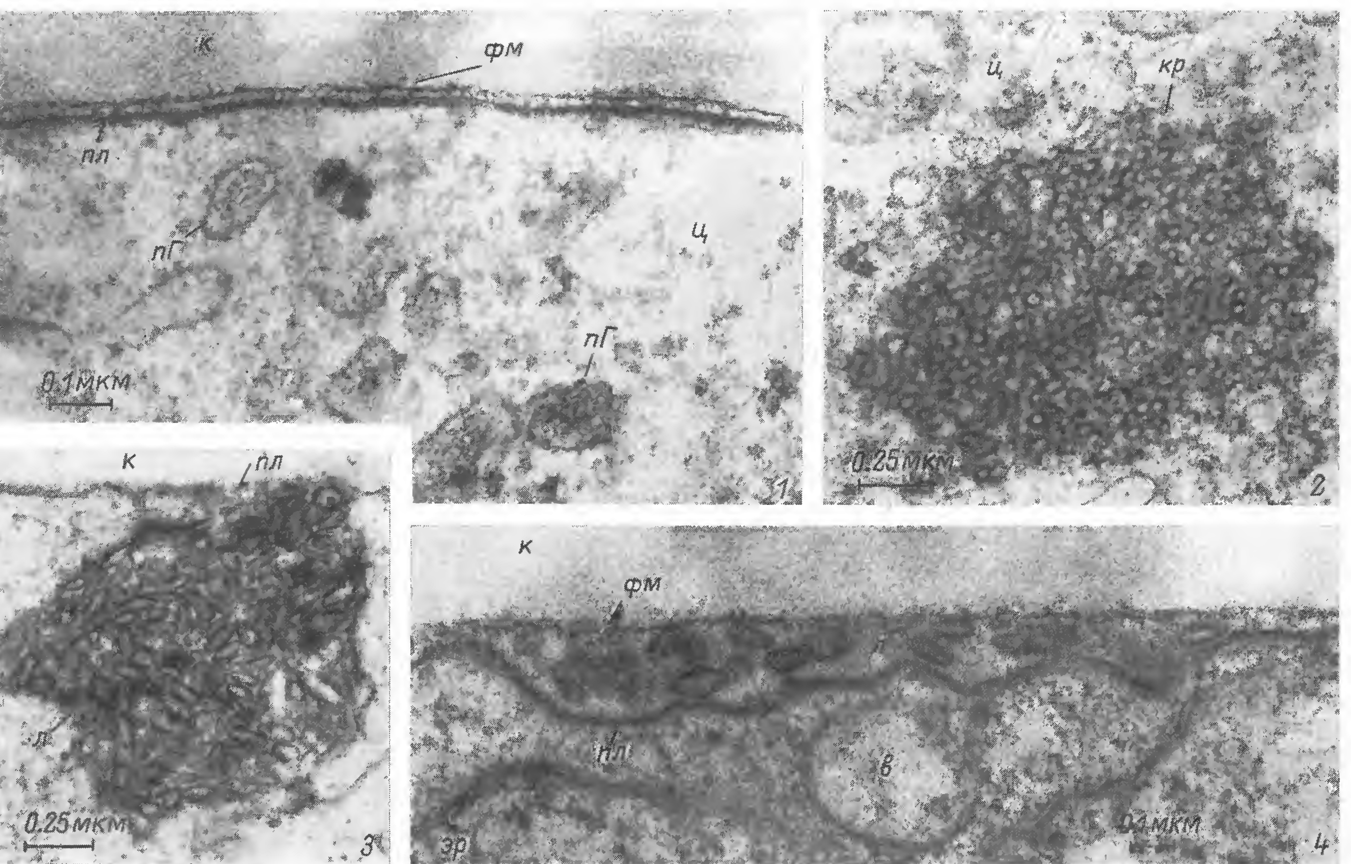


Таблица I. Начало заложения примэкзинового матрикса у *Manglietia tenuipes* на начальной тетрадной стадии.

1 — появление полоски фибриллярного примэкзинового матрикса (фм) параллельно плазмалемме; *2* — агрегат эндоплазматического ретикулума типа кольчуги (кольчужный ретикулум — *кр*) в цитоплазме микроспоры; *3—4* — ломасомы (*л*) у поверхности микроспоры. *к* — каллоза, *пл* — плазмалемма, *ц* — цитоплазма микроспоры, *пГ* — пузырек Гольджи, *в* — вакуоль, *эр* — цистерна эндоплазматического ретикулума.

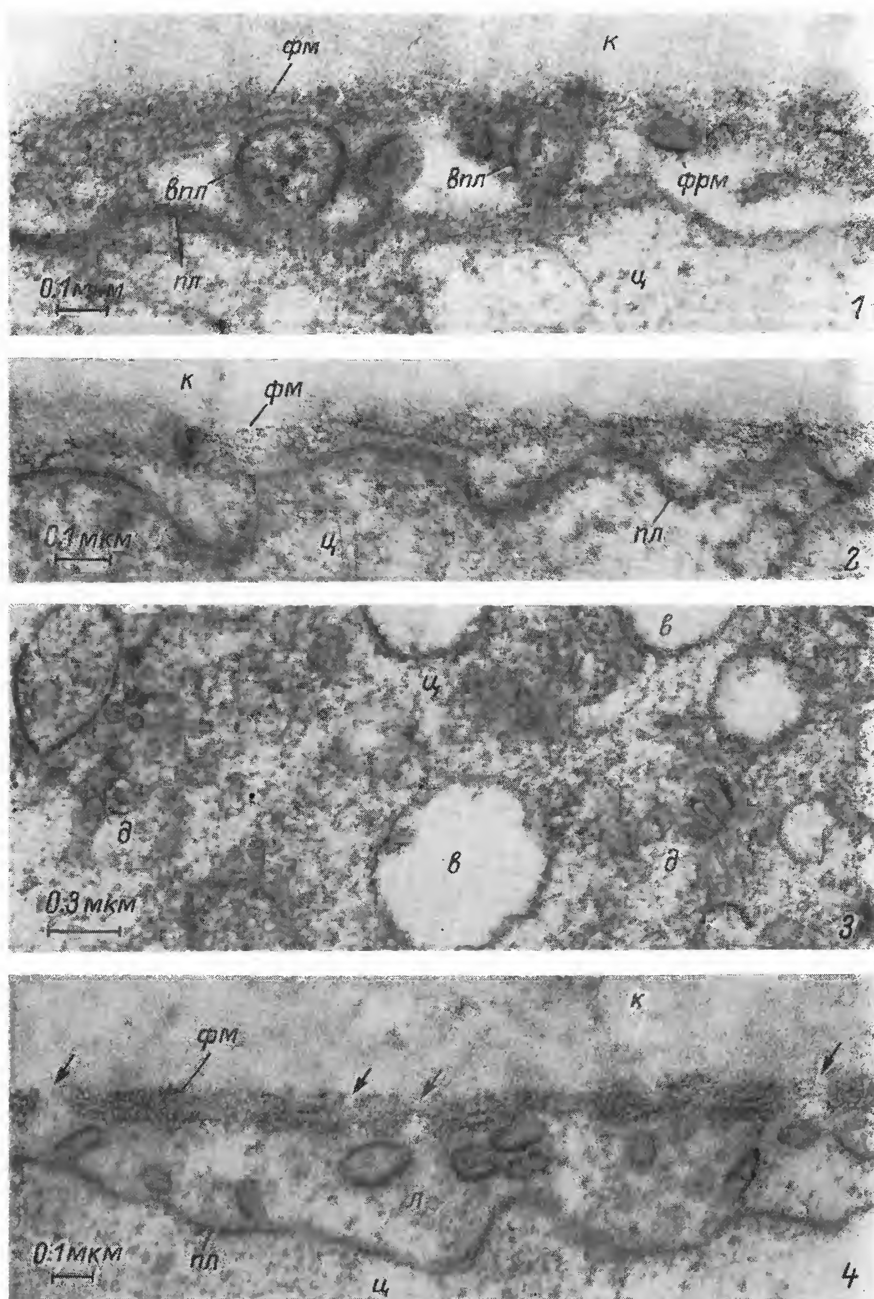


Таблица II. Дальнейшее развитие примэкзинового матрикса у *Manglietia tenuipes* на начальной тетрадной стадии.

1, 2 — утолщение полоски фибриллярного матрикса с образованием фибриллярного слоя; *3* — активные диктиосомы (*д*); *4* — появление просветов (*указаны стрелками*) в фибриллярном матриксе. *впл* — папиллообразные выросты плазмалеммы, *фрм* — фрагмент мембраны. Остальные обозначения, как на табл. I.

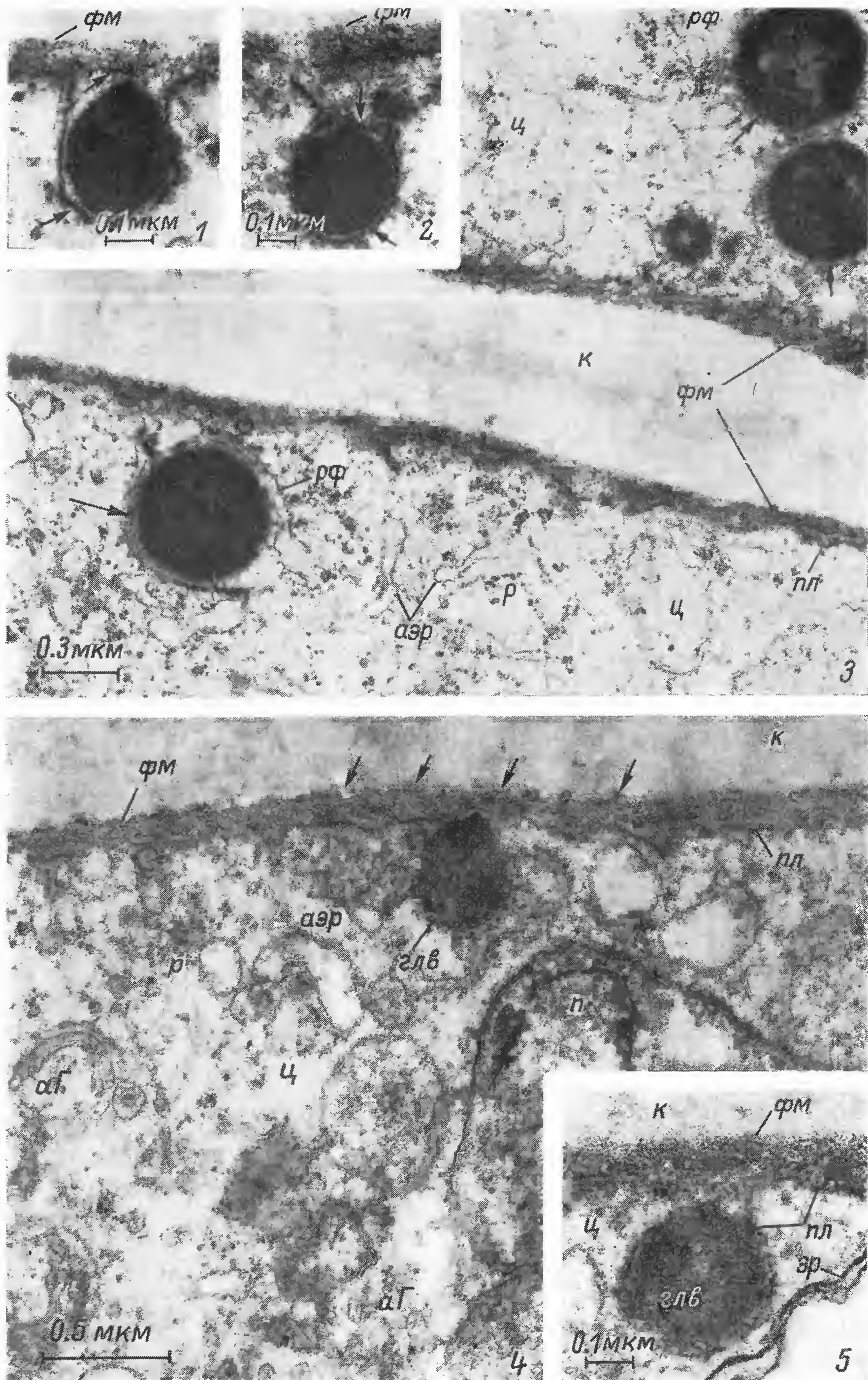


Таблица III. Выделение глобул липоидного вещества (*глв*) в примэкзиновый матрикс *Manglietia tenuipes* на средней тетрадной стадии.

1, 2 — момент выделения липоидных глобул за плазмалемму: видны участки прежней и новой плазмалеммы (стрелки); *3* — глобулы липоидного вещества (*стрелки*) у плазмалеммы; *4* — цитоплазма микроспоры с выделившейся липоидной глобулой и участками серого гомогенного вещества в примэкзиновом матриксе (*стрелки*); *5* — глобула липоидного вещества, только что выделившаяся за плазмалемму. *рф* — ретикулярный футляр липоидной глобулы, *р* — рибосомы, *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *п* — пластида (фрагмент). Остальные обозначения, как на табл. I и II.

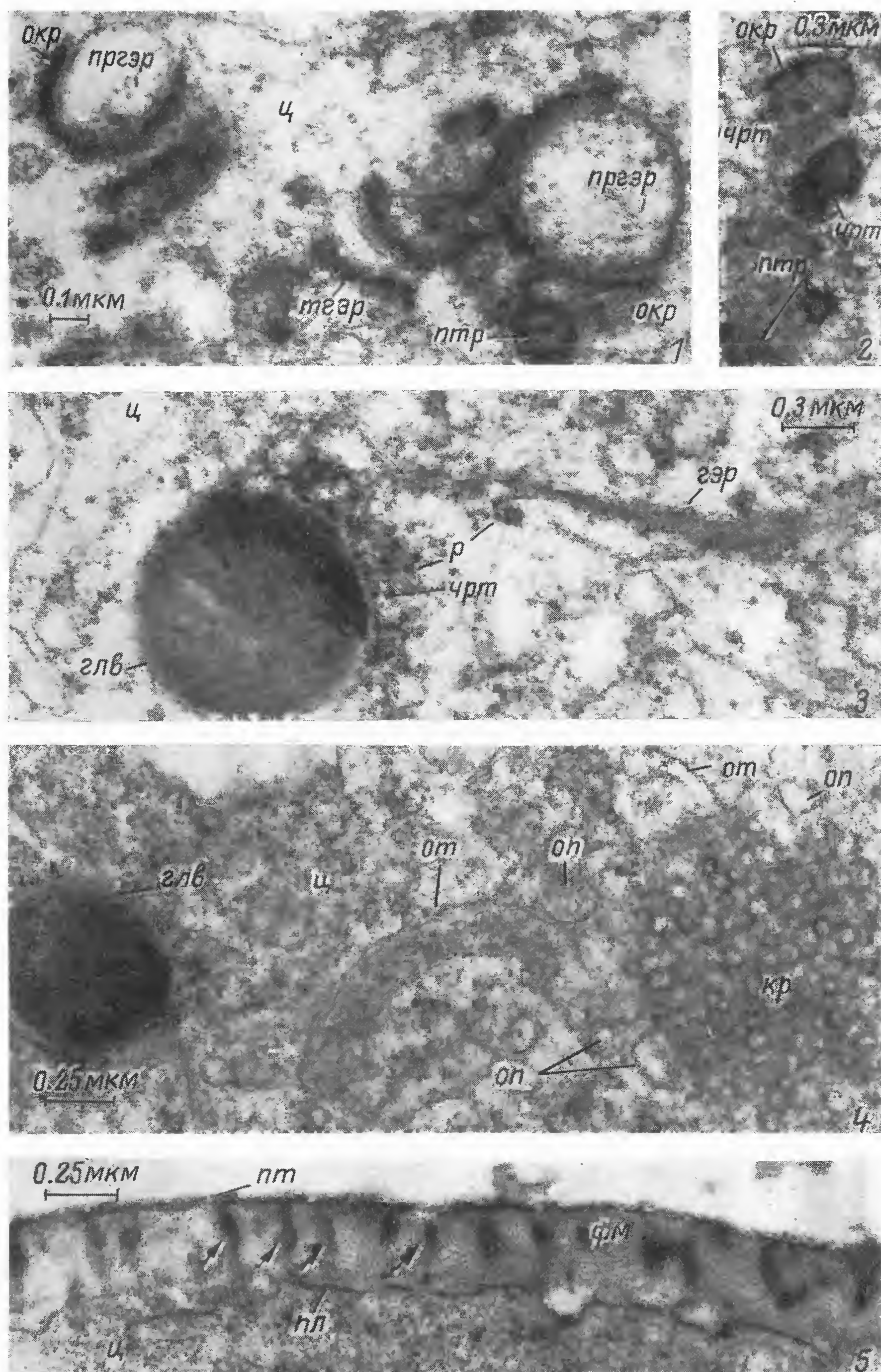


Таблица IV. Возможная локализация синтеза липоидных глобул в трубках гранулярного эндоплазматического ретикулума (*гэр*) на средней тетрадной стадии (*1—4*) и образование примэкзины на примэкзиновом матриксе у *Manglietia tenuipes* на поздней тетрадной стадии (*5*).

1 — нецентральный срез пузыревидных терминальных расширений трубок гэр, а также фрагменты продольных срезов узкой части трубок гэр с обкладками из комплексов рибосом; *2* — скользящие срезы через чашевидные терминальные расширения трубок гэр (*вверху* и в *центре*) и поперечные срезы узкой части трубок гэр (*внизу*); *3* — центральный срез трубки гэр с чашевидным расширением на конце и находящейся внутри него глобулой липоидного вещества; *4* — агрегат кольчужного ретикулума, отпочковывающий трубки и пузырьки в цитоплазму микроспоры; *5* — образование примэкзины: заложение в примэкзиновом матриксе протектума и проколумелл (*стрелки*). *окр* — обкладка из комплекса рибосом, *чрт* — чашевидное терминальное расширение трубки гэр, *птр* — поперечно срезанная трубка гэр, *пргэр* — пузыревидное расширение конца трубки гэр, *тгэр* — трубка гэр, *от* — отпочковывающаяся от кольчужного ретикулума трубка, *оп* — отпочковывающийся от кольчужного ретикулума пузырек, *пт* — протектум. Остальные обозначения, как на табл. I и III.

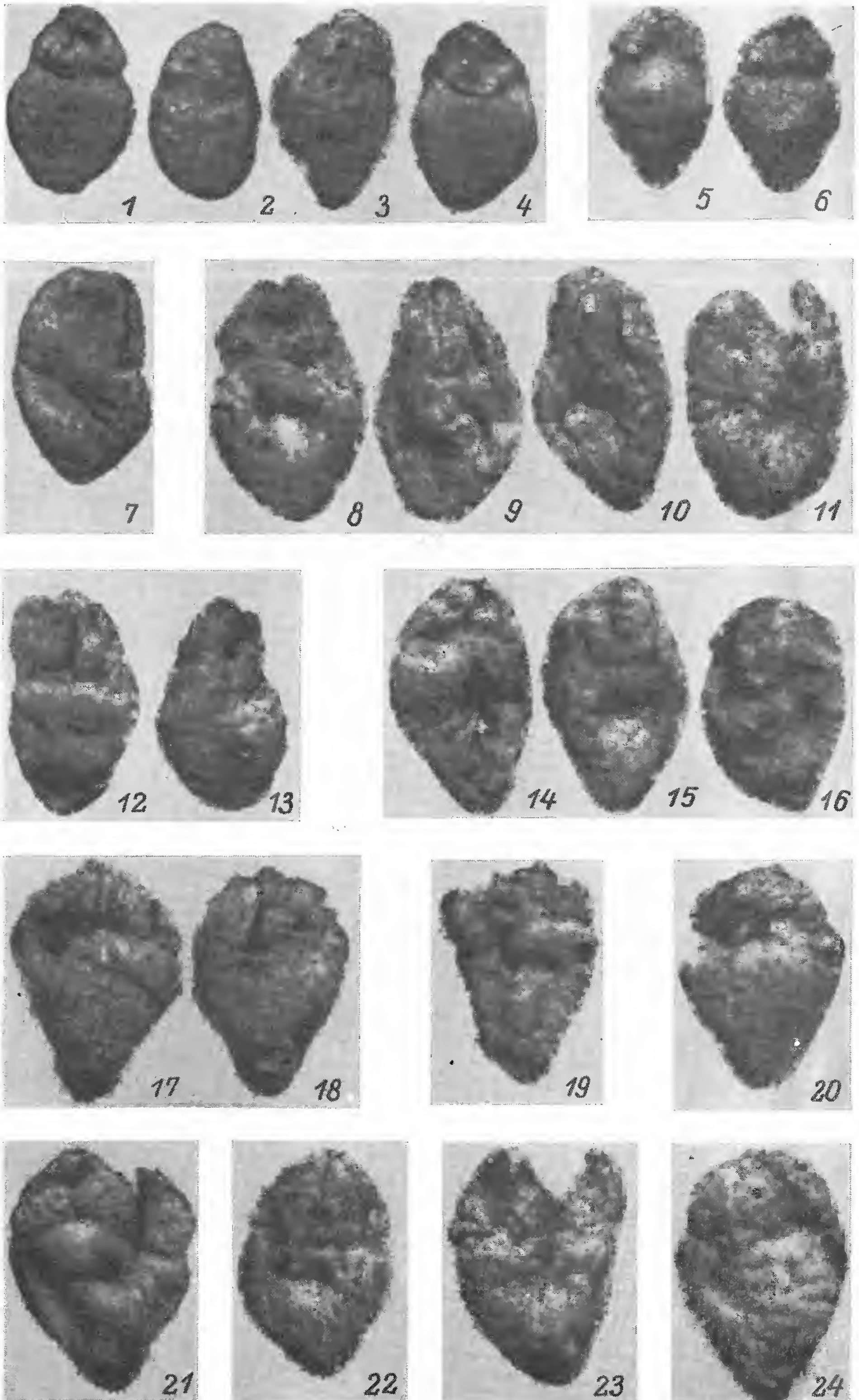


Таблица I. Мегаспоры *Salvinia*, ×60.

1—6 — *S. aspera*, Белый Яр. Томская обл., олигоцен; *7—16* — *S. tenera*, Вольная Вершина, Тамбовская обл., миоцен; *17—24* — *S. clavata*, Екатерининское, Омская обл., миоцен.

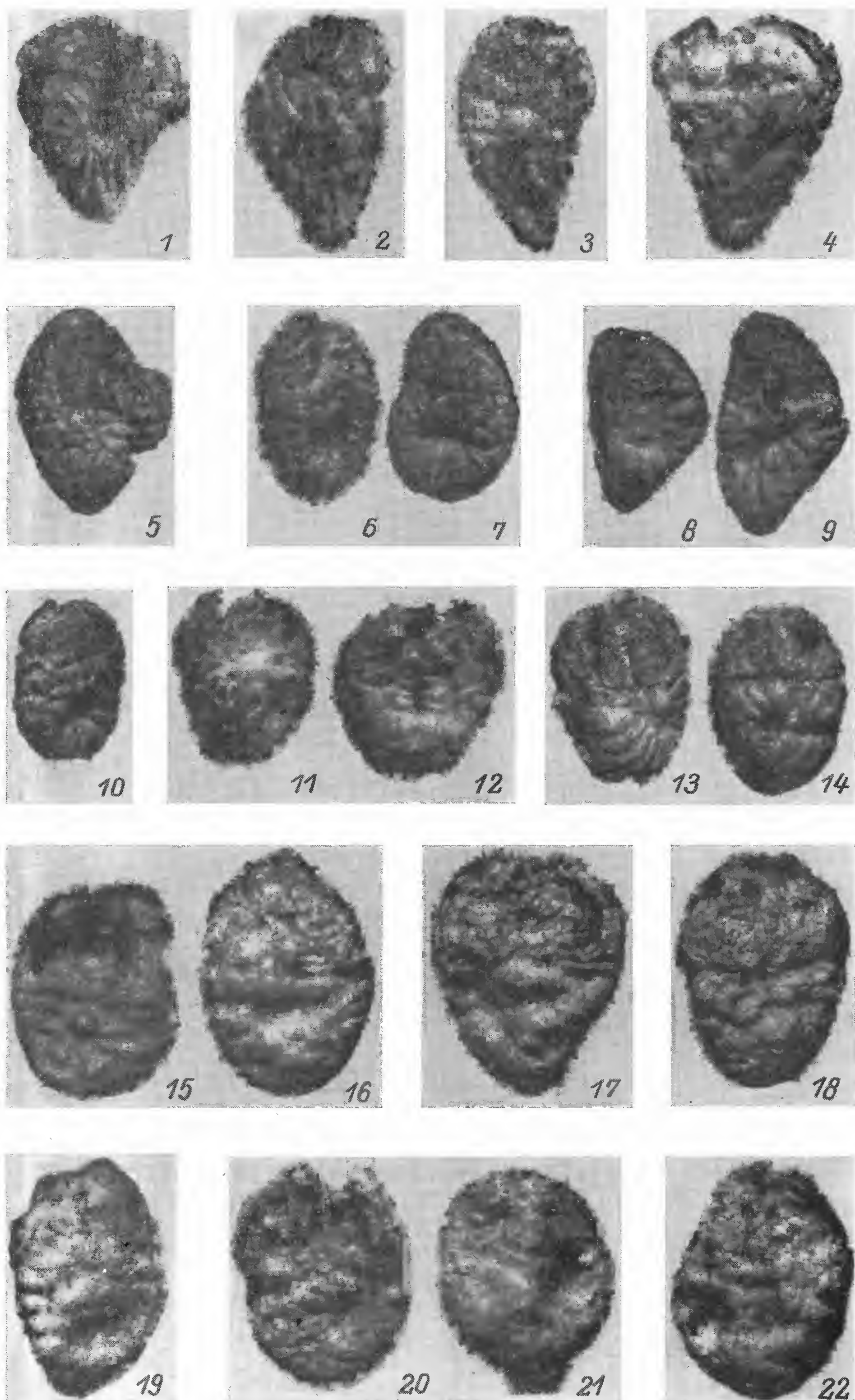


Таблица II. Мегапоры *Salvinia*, ×60.

1—4 — *S. sibirica*, Козюлино, Томская обл., олигоцен; *5—14* — *S. cinerea*, Лаврово, Тамбовская обл., скв. 57, гл. 97—100, миоцен; *15—22* — *S. irtyshensis*, Новоникольское. Омская обл., миоцен.

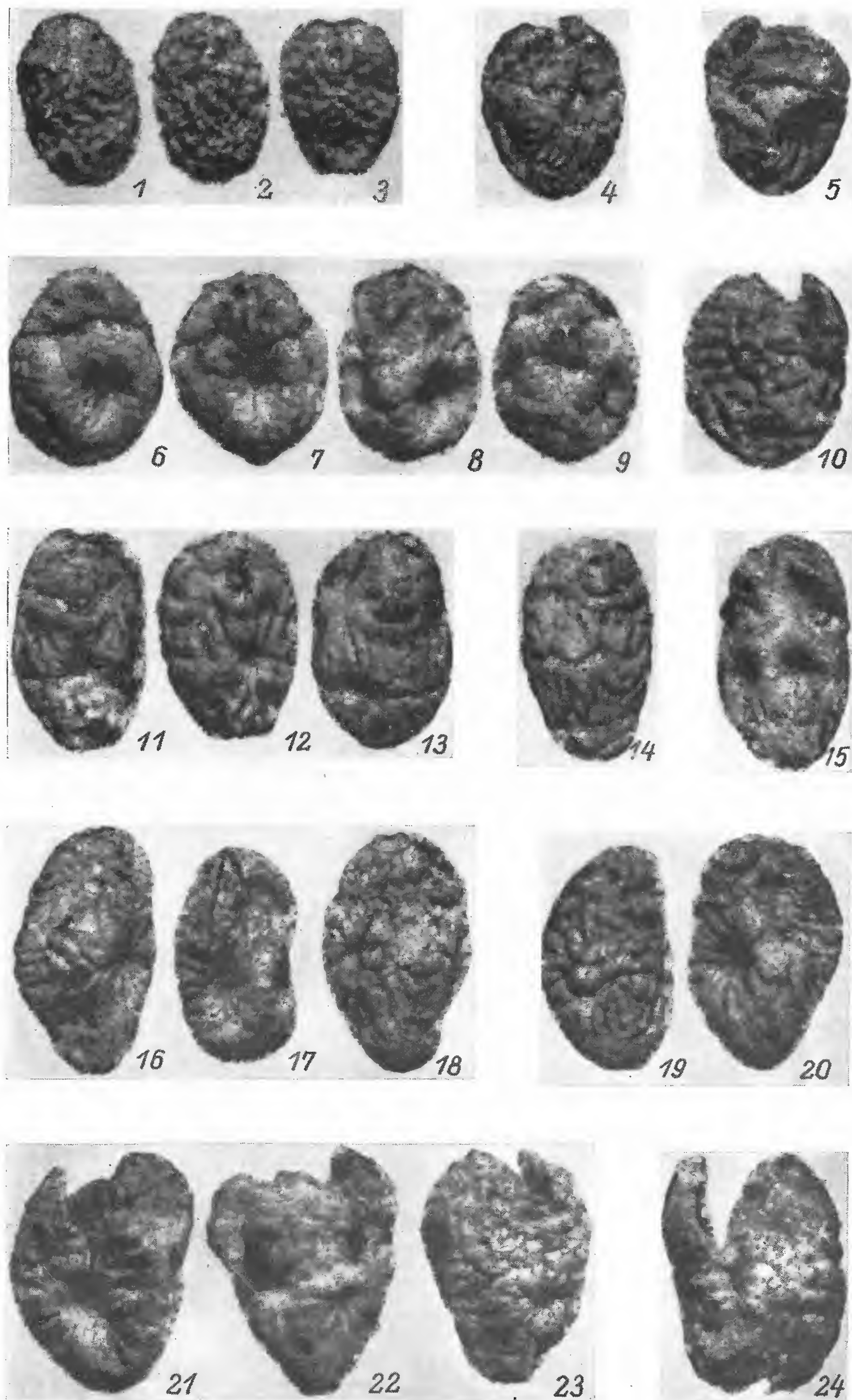


Таблица III. Мегаспоры *Salvinia*, ×60.

1—3 — *S. rugosa*, Челновские Дворики, Тамбовская обл., скв. 11, гл. 51—53, миоцен; *4—10* — *S. rotundata*, Пушкари, Тамбовская обл., скв. 961, гл. 37, миоцен; *11—15* — *S. ornata*, Екатерининское. Омская обл., миоцен; *16—24* — *S. tambovica*, Селезни, Тамбовская обл., скв. 91, гл. 38—40, миоцен.

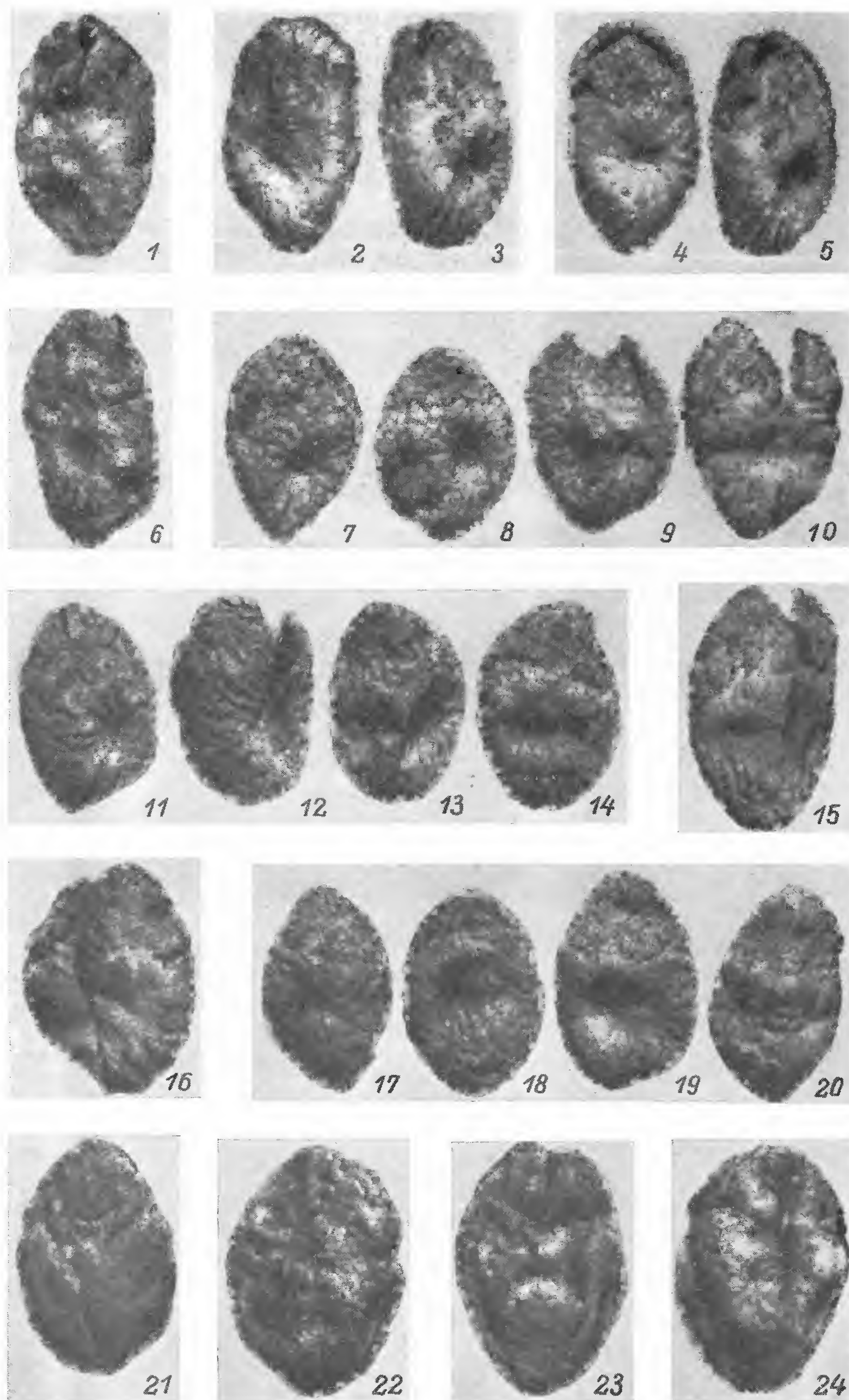


Таблица IV. Мегаспоры *Salvinia*, ×60.

1—5 — *S. petri*, Прииск на р. Большой Юксе, Томская обл., миоцен; *6—20* — *S. trachytica*, Новая Жизнь. Тамбовская обл., скв. 5, гл. 98.3, миоцен; *21—24* — *S. ruthenica*, Первомайское, Тамбовская обл., скв. 73, гл. 46—48, миоцен.

1 р. 90 к.

Индекс
70056